

no.6 (2003)

LIBRARY
NOAA, NMFS Honolulu Lab.
2570 Dole St.
Honolulu, Hawaii 96822-2396

ISSN 1346-9894

水研センター研報
Bull.Fish.Res.Agen.

水産総合研究センター 研究報告

6

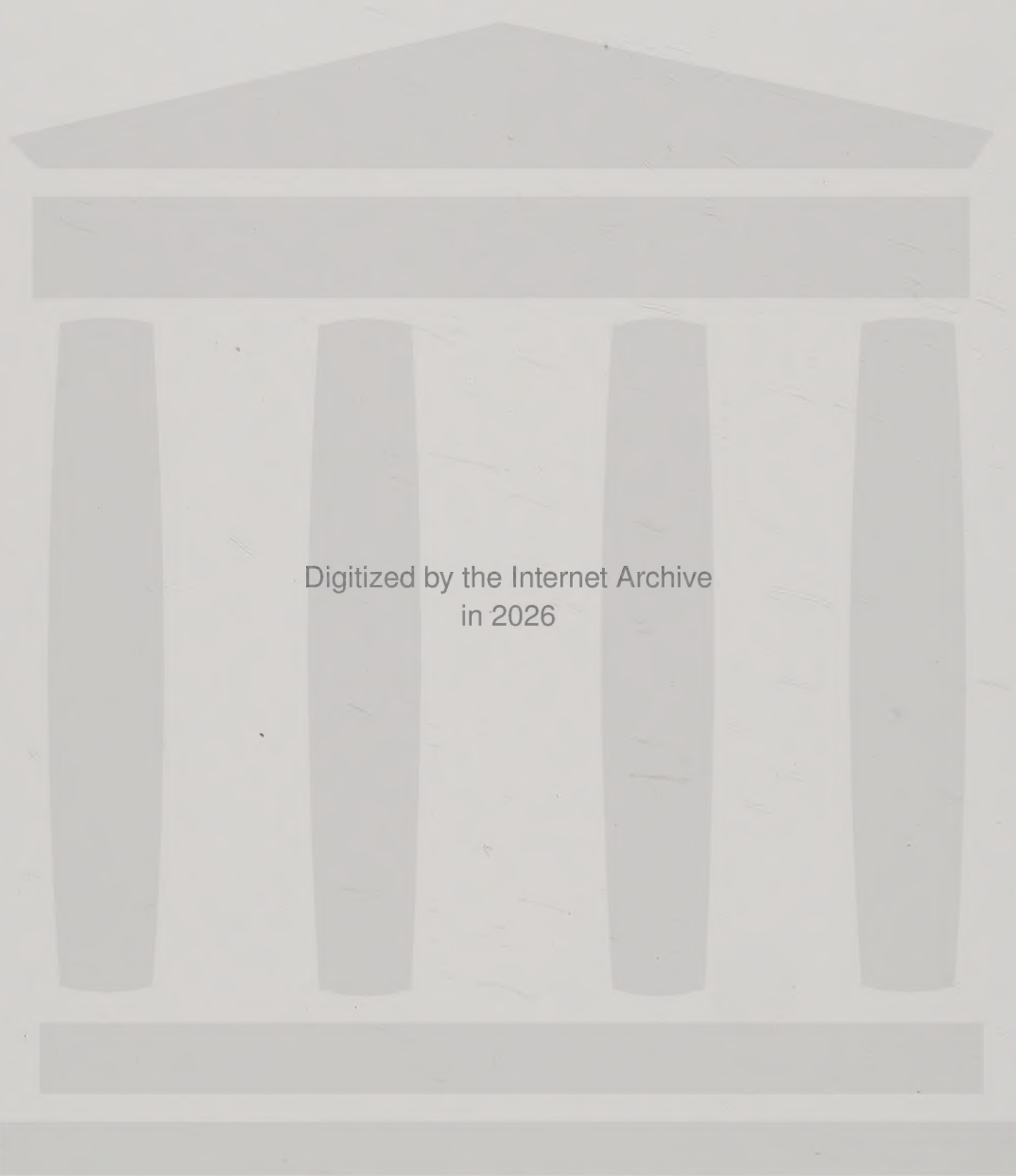
平成15年3月

**BULLETIN OF
FISHERIES RESEARCH AGENCY**

No. 6
March 2003



独立行政法人 **水産総合研究センター**
神奈川県横浜市
FISHERIES RESEARCH AGENCY
Yokohama, Kanagawa, Japan



Digitized by the Internet Archive
in 2026

水産総合研究センター研究報告

第6号

平成15年3月

目次

(報 文)

小標本における標準誤差と信頼区間の推定について

平松一彦・岡村 寛 1

ミトコンドリアDNA分析から推定した養成クロマグロの産卵生態

升間主計・手塚信弘・尾花博幸・鈴木伸明・野原健司・張 成年 9

(短 報)

Kink in the Cd-PO₄ plot near the Okinawa Island observed in the summer of 2001

阿部和雄 15

(総 説)

Synopsis of biological data on the blue shark, *Prionace glauca* Linnaeus

中野秀樹・Michael P. SEKI 18

非有機スズ系代替船底防汚塗料の開発状況と水生生物に対する有害性評価

山田 久・角埜 彰 56

(博士号論文)

土佐湾におけるクルマエビ科エビ類の資源生物学的研究

阪地英男 73

(和文要旨) 128

LIBRARY
NOAA, NMFS Honolulu Lab.
2570 Dole St.
Honolulu, Hawaii 96822-2396

小標本における標準誤差と信頼区間の推定について

平松一彦*, 岡村 寛*

Estimation of standard errors and confidence intervals in small samples

Kazuhiko HIRAMATSU* and Hiroshi OKAMURA*

Abstract The standard errors and confidence intervals have been used as a measure of the accuracy of estimators. However, it is known that the estimates of standard error using the standard procedures based on the unbiased estimate of variance and the bootstrap method are biased and the bootstrap confidence intervals based on the percentile method are too short when the sample size is small. The amounts and causes of these biases are examined and the corrections of these biases are discussed. The results indicate that the biases in the standard error using the standard procedures would be negligible. However, our Monte Carlo simulations show that the biases in the bootstrap estimate of standard error and confidence intervals would not be negligible when sample size is equal to or less than 10 or the ratio of the number of parameters estimated to the sample size is larger than 0.1. We therefore recommend that researchers carefully consider the effective sample size when applying the bootstrap method. In particular, since the result of hypothesis test can be affected by the bias, bias corrected bootstrap method such as calibration or other method should be used when the effective sample size is small.

Key words: bootstrap, confidence interval, standard error, small sample

水産資源評価をはじめとする水産分野の研究においては、誤差の多い標本（データ）から推定値を得たり仮説を検証したりする必要がある。推定値の信頼性の指標として、推定量の標本分布の標準偏差である標準誤差や信頼区間が広く使われており、得られた点推定値は通常これらの指標を付けて示される。また区間推定と同様の考え方は仮説検定にも利用されている。

しかし、平均値の標準誤差として一般的に使われている不偏分散の平方根から計算される推定量は、不偏ではなく負の偏りを持つことが知られている。特に小標本の場合にはその影響が大きくなる。

また近年ブートストラップ法により標準誤差や信頼区間が計算されることも多いが、ブートストラップ法で推定された平均値の標準誤差や信頼区間は自由度の

修正がされていない。このため、特に標本数が少ない場合には、この影響が無視できず誤った結論に導く危険性がある。

本稿では、小標本における標準誤差や信頼区間の推定の問題点とその原因、修正方法、仮説検定への影響について述べる。特にブートストラップ法を小標本に適用した場合の影響は無視できないことがあるため、ブートストラップ法については詳しく検討する。水産分野においては実験や観測から大標本を得ることが実際上不可能で、小標本から推定値を得たり判断を下したりしなければならないことがある。水産分野において特に注意すべき点についても述べる。

2002年7月22日受理 (Received on July 22, 2002)

水産総合研究センター業績 A 第27号 (Contribution No. A 27 from Fisheries Research Agency)

* 遠洋水産研究所 〒424-8633 静岡県清水市折戸5-7-1 (National Research Institute of Far Seas Fisheries, 5-7-1, Orido, Shimizu, Shizuoka, 424-8633, Japan)

標準誤差の推定

平均値の標準誤差

平均値 μ の標準誤差として, 不偏分散

$$s^2 = \frac{1}{n-1} \sum_{i=1}^n (x_i - \hat{\mu})^2 \quad (1)$$

から計算される s を用いて

$$\hat{SE}[\hat{\mu}] = \frac{s}{\sqrt{n}} \quad (2)$$

の形が一般的に使われている。ここで x_i は標本の値, $\hat{\mu}$ は標本平均, n は標本の大きさである。平均値の場合, 母集団の標準偏差を σ とすると, その標準誤差は

$$SE[\hat{\mu}] = \frac{\sigma}{\sqrt{n}} \quad (3)$$

となるが, (2) 式はこの σ をその推定値 s で置き換えていることに相当する。しかし, s^2 は分散の不偏推定量であるが, s は標準偏差の不偏推定量ではない。このため (2) 式は偏りを持った値となっている。

母集団が正規分布の場合, 標準偏差の不偏推定量 s^* は

$$s^* = \sqrt{\frac{n-1}{2} \frac{\Gamma((n-1)/2)}{\Gamma(n/2)}} s \quad (4)$$

となる (Sokal and Rohlf, 1995)。ここで Γ はガンマ関数である。小標本の場合の s/s^* を Fig. 1 に示す。 $n=5$ で 6%, $n=10$ で 3% 程度過小評価となっている。なお s^* は

$$s^* \cong \sqrt{\frac{1}{n-1.5} \sum_{i=1}^n (x_i - \hat{\mu})^2} \quad (5)$$

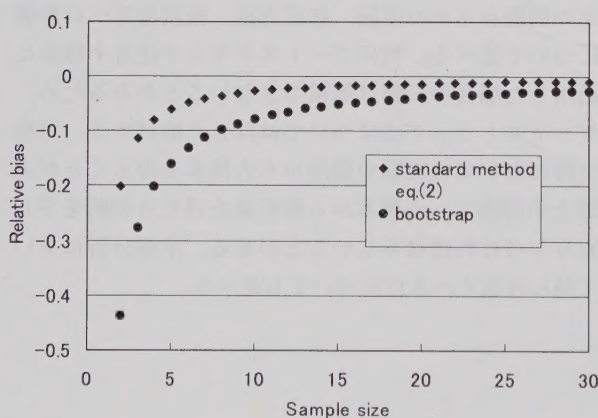


Fig. 1. Relative bias of standard errors of mean estimated by the standard procedure using eq.(2) and the bootstrap method

で (1) 式と類似の形で近似することができる。

母集団の正規性が仮定できない場合には, (4) 式は成立しない。しかし, 一般に

$$E[s^2] \geq (E[s])^2 \quad (6)$$

であり, また,

$$E[s^2] = \sigma^2 \quad (7)$$

であることから

$$\sigma \geq E[s] \quad (8)$$

が成立する。(6) 式で等号が成立するのは s の分散が 0 の時のみであり, 実際には常に負の偏りを持つと考えられる。

一般の統計量の標準誤差

標準誤差は平均値に限らず一般の統計量に対しても計算される。しかし (2) 式などは平均値に対する式であり, それ以外の統計量の場合には個別に計算する必要がある。例えば 2 項分布における p の推定を考えると, p の不偏推定量は

$$\hat{p} = \frac{x}{n} \quad (9)$$

であり, $\hat{p}$ の分散は

$$V[\hat{p}] = \frac{1}{n} p(1-p) \quad (10)$$

である (ただし x をベルヌーイ分布からの観測の和とすると, (9) 式も平均値とみなすこともできる)。ここで $\hat{p}$ を使ってあらわすと,

$$\hat{V}[\hat{p}] = \frac{1}{n-1} \hat{p}(1-\hat{p}) \quad (11)$$

が $\hat{p}$ の分散の不偏推定量である。 $\hat{p}$ の標準偏差, すなわち標準誤差を

$$\hat{SE}[\hat{p}] = \sqrt{\frac{1}{n-1} \hat{p}(1-\hat{p})} \quad (12)$$

で求めるとこれは負の偏りをもった値となる。シミュレーション結果によれば, 例えば, $p=0.5$, $n=3$ の場合には, (12) 式を使うと 14% 程度過小評価となっている。

t分布による信頼区間の推定

平均 μ 、標準偏差 σ の正規母集団から大きさ n の標本が得られた場合、母標準偏差 σ が既知であれば

$$z = \frac{\hat{\mu} - \mu}{\sigma/\sqrt{n}} \sim N(0,1) \quad (13)$$

である。ここで $N(0,1)$ は標準正規分布である。(13)式の σ を推定量 s で置き換えると、

$$t = \frac{\hat{\mu} - \mu}{s/\sqrt{n}} \sim t(n-1) \quad (14)$$

となることが知られている。ここで $t(n-1)$ は自由度 $n-1$ の t 分布である。平均値に関する区間推定や仮説検定はこの t 分布を用いて行われ、例えば $(100-\alpha)\%$ 信頼区間は

$$\hat{\mu} - t(\alpha/2, n-1) \frac{s}{\sqrt{n}} \leq \mu \leq \hat{\mu} + t(\alpha/2, n-1) \frac{s}{\sqrt{n}} \quad (15)$$

となる。ここで、 $t(\alpha/2, n-1)$ は自由度 $n-1$ の t 分布の上側 $\alpha/2\%$ 点である。

(14)式で使われる s は(4)式の σ の不偏推定量ではなく、不偏分散の平方根である点に注意が必要である。(4)式を使って σ の不偏推定量を得ても、 t 分布を用いた信頼区間の推定や仮説検定には使えない。標準誤差の不偏推定量が一般に使われていないのは、計算が複雑なことに加えこのような原因によると考えられる。

ブートストラップ法による標準誤差の推定

標準誤差が解析的に計算できるのは、平均値などの特定の場合のみである。一方、ブートストラップ法を利用すれば、どの推定量に関しても同一の方法で標準誤差や信頼区間を計算できる。このため水産分野においてもブートストラップ法の利用が広がっている(平松, 1994)。

ブートストラップ法では標本を母集団とみなし、これから再度標本抽出(リサンプリング)を行って得られた標本(ブートストラップ標本)から推定量を計算する。そしてこの操作を繰り返し、推定量の標本分布を得る。標本そのものをリサンプリングするノンパラメトリックブートストラップと、母集団の分布形を仮定し標本から得られる推定値を代入した確率分布からリサンプリングを行うパラメトリックブートストラップの2種類がある。いずれの方法でも、リサンプリングにより得られた推定量の標本分布を用いて、推定量の標準誤差や信頼区間を求める(Efron and Tibshirani,

1993)。しかし、通常使われているブートストラップ法では、小標本の場合に問題が生じることが知られている。ここでは、まずブートストラップ法による標準誤差の推定の検討を行う。

平均値の標準誤差

ブートストラップ法では推定量 $\hat{\theta}$ の標準誤差は

$$\hat{SE}[\hat{\theta}] = \sqrt{\frac{1}{B-1} \sum_{b=1}^B \left(\hat{\theta}_b - \sum_{b=1}^B \frac{\hat{\theta}_b}{B} \right)^2} \quad (16)$$

で計算される。ここで、 $\hat{\theta}_b$ は各ブートストラップ標本に基づく θ の推定値、 B はブートストラップ標本の数(リサンプリングの回数)である。平均値 μ の場合には $B \rightarrow \infty$ の時

$$\hat{SE}[\hat{\mu}] = \sqrt{\frac{1}{n} \frac{1}{n} \sum_{i=1}^n (x_i - \hat{\mu})^2} \quad (17)$$

となる(Efron and Tibshirani, 1993, p.14)。(1)式、(2)式と比較すると、(17)式で得られる標準誤差は、不偏分散(1)式のかわりに自由度の影響を考慮しない偏りのある分散

$$u^2 = \frac{1}{n} \sum_{i=1}^n (x_i - \hat{\mu})^2 \quad (18)$$

を使用して計算していることに相当する。このためブートストラップ法で計算された平均値の標準誤差は、通常の(2)式で計算される標準誤差より

$$\sqrt{\frac{n-1}{n}} \quad (19)$$

だけ小さくなっている。さらに(2)式の標準誤差も負の偏りを持つことから、ブートストラップ法で計算された平均値の標準誤差には二重に負の偏りがかかっており、小標本の場合にはかなり偏りが大きくなる。これらの偏りの影響を標本数の関数としてFig. 1に示す。

2種類の偏りのうち(17)式に起因する偏りは、ブートストラップ法で得られた標準誤差に(19)式の逆数をかけて

$$\hat{SE}[\hat{\theta}] = \sqrt{\frac{n}{n-1} \frac{1}{B-1} \sum_{b=1}^B \left(\hat{\theta}_b - \sum_{b=1}^B \frac{\hat{\theta}_b}{B} \right)^2} \quad (20)$$

とすることで修正可能である。母集団が正規分布であれば、さらに(4)式を利用して標準偏差の不偏推定量を求めることができる。ただし、正規母集団の平均値の標準誤差の推定であれば、ブートストラップ法を使うまでもなく、解析的な方法で計算すれば十分である。

一般の統計量の標準誤差

一般の統計量の場合には (17) 式のような形には書けないため、ブートストラップ法で推定された標準誤差の性質は自明ではない。しかし、平均値以外の統計量においても負の偏りが生じていることが予想される。

例えば、二項分布の $\hat{p}$ のブートストラップ推定量の分散は (10) 式に相当することが知られている (丹後, 2000)。これはブートストラップで推定された p の標準誤差は、上記の平均値の場合と同様の偏りを持つことを示している。

ブートストラップ法による信頼区間の推定

ブートストラップ法による区間推定の方法として様々なものが考えられているが、現在水産分野で一般的に用いられているのはパーセンタイル法と呼ばれる方法である。これはリサンプリングによって得られた推定量の分布の、上側 $\alpha/2$ 点と下側 $\alpha/2$ 点の間を、信頼係数 $(100 - \alpha)\%$ の信頼区間とする方法である。

平均値の信頼区間

t 分布を用いた正規母集団の平均値の信頼区間は (15) 式ようになる。自由度の影響は t 分布と s の双方に入っているが、標準誤差の議論からブートストラップ法による信頼区間はこれらの自由度の影響を考慮しておらず、通常の t 分布による信頼区間よりも短くなることが予想される。実際、パラメトリックブートストラップ法でパーセンタイル法を用いて信頼係数 $(100 - \alpha)\%$ の信頼区間を構成すると、(15) 式より短い

$$\hat{\mu} - \frac{u}{\sqrt{n}} z(\alpha/2) \leq \mu \leq \hat{\mu} + \frac{u}{\sqrt{n}} z(\alpha/2) \quad (21)$$

となり、実際の信頼係数は $(100 - \alpha)\%$ より小さくな

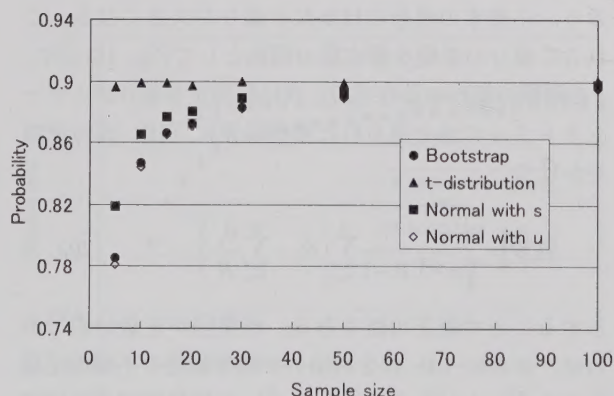


Fig. 2. Probability that the estimated 90% confidence intervals for the mean cover the population mean. The numbers of bootstrap samples and Monte Carlo trials are 100 and 10000, respectively.

ることが示される (付録参照)。ここで $z(\alpha/2)$ は、標準正規分布の上側 $\alpha/2$ 点である。

ノンパラメトリックブートストラップ法においても、同様の問題が生じていることが予想される。そこで、

- ①ブートストラップ法 (パーセンタイル法)
- ② (15) 式の通常の t 分布
- ③ (15) 式において t 分布の代りに正規分布を使用
- ④正規分布と u を用いた (21) 式の信頼区間

についてそれぞれの方法で 90% 信頼区間を計算し、それが実際に母集団の平均値 (真値) を含む割合を求めることにより、各手法で得られる信頼区間の正しさを比較した。シミュレーション結果を Fig. 2 に示す。これから、ノンパラメトリックブートストラップ法の信頼区間も、④の自由度の影響を全く考えていない推定に対応していることがわかる。ブートストラップ法で計算された「90% 信頼区間」は、実際には $n=5$ では 79% 信頼区間、 $n=10$ では 85% 信頼区間に対応している。

一般の統計量の信頼区間

一般の統計量の信頼区間に関し、上に示したような偏りの程度を示すことは困難であるが、Efron and Tibshirani (1993) の 25 章で、2 変量正規分布における 2 つの確率変数の平均値の比の信頼区間の推定においても同様の問題が示されており、一般的にパーセンタイル法を用いるとこのような小標本に起因する問題が存在するものと考えられる。

回帰係数の区間推定では、自由度は $n-2$ となるため平均値の推定より影響が大きくなることが予想される。回帰係数の 90% 信頼区間が母集団の値を含む割合を、通常の t 分布とブートストラップ法を用いた場合について、 n を変えてシミュレーションにより検討した結果を Fig. 3 に示す。Fig. 2 と比較すれば明らかのように、

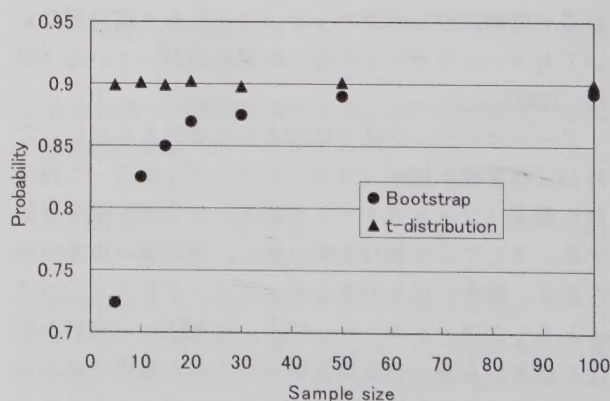


Fig. 3. Probability that the estimated 90% confidence intervals for the regression coefficient cover the true value. The numbers of bootstrap samples and Monte Carlo trials are 100 and 10000, respectively.

Table 1. Comparison of probability that the estimated 90% confidence intervals for the mean cover the true value. The numbers of bootstrap samples and Monte Carlo trials are 100 and 10000, respectively.

Sample size	t-distribution	bootstrap		
		Percentile	BC	BC _a
5	0.8960	0.7853	0.7689	0.7710
10	0.8992	0.8473	0.8305	0.8324
15	0.8984	0.8662	0.8505	0.8513
20	0.8973	0.8721	0.8553	0.8569
30	0.8997	0.8834	0.8614	0.8642
50	0.8984	0.8904	0.8694	0.8702
100	0.9001	0.8961	0.8819	0.8831

平均値に比べより影響が大きくなっている。

信頼区間の修正

パーセンタイル法を改良した区間推定法としてBC法やBC_a法がある (Efron and Tibshirani, 1993)。これらは点推定値の偏りやパラメータの値に依存して分散が変化するという影響を考慮して、より正確に信頼区間を計算する方法である。しかし、シミュレーションの結果によれば小標本に起因する問題はそのまま残る (Table 1)。

ブートストラップ *t* 法 (Efron and Tibshirani, 1993) は *t* 分布に対応する統計量

$$Z^*(b) = \frac{\hat{\theta}^*(b) - \hat{\theta}}{\hat{se}^*(b)}$$

(22)

をブートストラップ標本毎に計算し、この分布の上側 $\alpha/2\%$ 点 $\hat{t}(\alpha/2)$ と下側 $\alpha/2\%$ 点 $\hat{t}(100 - \alpha/2)$ を用いて

$$\hat{\theta} - \hat{t}(\alpha/2) \cdot \hat{se} \leq \theta \leq \hat{\theta} - \hat{t}(100 - \alpha/2) \cdot \hat{se}$$

(23)

によって $(100 - \alpha)\%$ 信頼区間を構成する方法である (*t* 分布のように左右対称とは限らないため、上側と下側を区別する必要がある)。ここで $\hat{se}^*(b)$ はブートストラップ標本毎の標準誤差で、何らかの方法で (例えばブートストラップ法で) 推定する。ブートストラップ *t* 法によれば、 $\hat{se}$ として自由度の影響を考慮した (20) 式などによる推定値を用いれば、(15) 式に対応する区間推定、すなわち小標本に起因する問題を修正した区間推定が可能である。ただし、ブートストラップ *t* 法はパーセンタイル法などに比べるとばらつきの大きい不安定な結果を与えること、スケールに依存するため適切なスケールを選択する必要があるといった問題が知られている (Efron and Tibshirani, 1993)。ま

たブートストラップ標本毎にさらにブートストラップを行って $\hat{se}$ を推定する必要があり、計算は煩雑となる。

信頼区間を補正する方法として Efron and Tibshirani (1993) はキャリブレーションと呼ぶ方法を示している。これは各ブートストラップ標本に対して (さらにブートストラップを行って) 上側および下側 $\alpha/2\%$ 点を推定し、これが実際に真の値 (すなわちもとの標本の点推定値) を含む確率と比較することにより補正を行うという方法である。小標本に起因する問題もこれで補正可能であるが、計算量は膨大になる。

考 察

統計学の理論は漸近的 ($n \rightarrow \infty$) な条件の下で組立てられていることが多い。このため標本数が少ない場合には、偏りを生じることがある。(2) 式が偏りを持つことは統計学の教科書に書かれているが、広く認識されているわけではなく、また不偏な (4) 式もほとんど使われていない。この原因としては

- 偏りは $n=5$ で 5% 程度、 $n=10$ で 2% 程度とそれほど大きくない。
- *t* 分布を使った区間推定や仮説検定では、不偏な (4) 式ではなく (2) 式が使われる。

といったことが考えられる。小標本の場合には標準誤差自体のばらつきも大きいことを考慮すると、実用上は、不偏ではあるが計算の面倒な (4) 式を使う利点はほとんど無いものと考えられる。

一方、ブートストラップ法の場合にはさらに自由度の影響を無視していることによる影響が存在し、これは小標本の場合には無視できないことがある。標準誤差の場合、不偏推定値に比べ $n=5$ で 11%、 $n=10$ で 5% 程度過小評価となっている。パーセンタイル法による平均値の区間推定では、例えば 90% 信頼区間が、実

際には $n=5$ では79%区間, $n=10$ では85%区間となっている。

これらは標本数を増やせば解消される問題であるが, 水産分野では繰り返し実験したり観測したりすることは実際上不可能なことがある。わずかな標本数で信頼区間を計算したり仮説検定を行ったりする場合には十分な注意が必要である。平均値などの区間推定や仮説検定では, 母集団が正規分布に近いなら通常の t 分布を用いた方がよい。既存の解析的な評価ができないような推定量の場合はブートストラップ法が有力であるが, 単純なパーセンタイル法では n が10以下, あるいはパラメータ数と標本数の比が0.1以上では数%からそれ以上信頼係数が異なっていることに注意が必要である。おおよその推定精度の指標とするために, 標準誤差や信頼区間を推定する場合にはそれほど神経質になる必要はないと考えられる。しかし, 仮説検定を行う場合には, 本来棄却できない仮説を棄却してしまう可能性があり十分な注意が必要である。キャリブレーション法を用いるなど, 小標本の影響を考慮した慎重な検討が必要である。

標本数が少ない場合は比較的明らかであるが, パラメータ数と標本数の比が大きい場合や複数のリサンプリングを行い各リサンプリングにおいては標本数が少ないような場合, 一見標本数が多くとも問題が生じる可能性がある。特に水産分野で注意が必要な場合として以下のような例を挙げることができる。

- ・回帰式, 非線形最小二乗法等で標本数に対するパラメータ数の比率が高い場合。代表的なプロダクションモデルのプログラムであるASPIC (Prager, 1994) では残差のリサンプリングにより区間推定を行っている。推定するパラメータは4個であるので, 例えば20年間のデータを用いたとしても自由度の影響は無視できない可能性がある。またADAPT VPAなどではパラメータのうち漁具能率は解析的に計算可能であるので, 未知パラメータと認識されていないことがある。しかし本来これらも未知パラメータとみなすべきであり, 見かけよりもパラメータ数/標本数の割合が高いことがある。

- ・層化サンプリングで層毎の標本数が少ない時に, 層毎にリサンプリングを行って資源量の区間推定を行う場合。全体の標本数が多くとも, 層内の標本数が少ないと, この影響により問題が生じる。例えば観測点は50点あるが, 5点毎10層にわけてブートストラップ法で計算する場合など, 実質的な標本数は5となり, 大

きな影響がある。なお有限母集団からのサンプリングの場合, 有限修正も考慮する必要がある。これらを考慮したブートストラップ法による層化サンプリングの分散の推定量がSmith and Gavaris (1993) に示されているが, 必ずしもまだ十分ではないようである。

ブートストラップ法の標準的教科書とも言えるEfron and Tibshirani (1993) では, 小標本に起因する問題の指摘もあるが, さほど重要視されているようにはみえない。適用例として挙げられているのは標本数10個程度のものが多いが, 小標本に起因する問題の修正はほとんどなされていない。このためブートストラップ法は小標本でも問題なく適用可能であるとの印象を持ちかねない。水産分野でもブートストラップ法が使われることが多くなったが, その問題点についてはほとんど認識されておらず, 本稿で指摘したような点も含め十分留意して用いるべきであろう。

謝 辞

本論文に対しご助言を頂いた東京水産大学北門利英助手, 遠洋水産研究所庄野 宏研究員に感謝する。

文 献

- Efron B. and Tibshirani R. J., 1993: An Introduction to the Bootstrap, Chapman and Hall, New York, 436pp.
- 平松一彦, 1994: Bootstrap法による信頼区間とバイアスの推定. 遠洋水産研究所ニュース, **94**, 2-6.
- Prager M. H., 1994: A suite of extension to a nonparametric surplus-production model. *Fish. Bull.*, **92**, 374-389.
- Smith S. J. and Gavaris S., 1993: Evaluating the accuracy of projected catch estimates from sequential population analysis and trawl survey abundance estimates, in "Risk evaluation and biological reference points for fisheries management" (ed. by Smith S. J., Hunt J. J., and Rivard D.). *Can. Spec. Publ. Fish. Aquat. Sci.*, **120**, 163-172.
- Sokal R. R. and Rohlf F. J., 1995: Biometry, 3rd ed., Freeman, New York, pp.52-53.
- 丹後俊郎, 2000: 統計モデル入門, 朝倉書店, 東京, pp.32-33.

付 録

正規分布の母集団を仮定し、パーセンタイル法によるパラメトリックブートストラップ信頼区間と通常の t 分布による信頼区間の比較を行い、ブートストラップ法で得られた信頼区間は通常の t 分布から得られる信頼区間に比べて短く、信頼係数は $(100 - \alpha)\%$ より小さくなっていることを示す。

問題の設定

平均 μ 、分散 σ^2 の正規分布 $N(\mu, \sigma^2)$ から大きさ n の標本 $x_1, \dots, x_n$ を得る。この時

$$\hat{\mu} = \frac{1}{n} \sum_{i=1}^n x_i \quad (\text{A1})$$

$$s^2 = \frac{1}{n-1} \sum_{i=1}^n (x_i - \hat{\mu})^2 \quad (\text{A2})$$

さらに不偏でない分散の推定量として

$$u^2 = \frac{1}{n} \sum_{i=1}^n (x_i - \hat{\mu})^2 \quad (\text{A3})$$

とする。

 t 分布による信頼区間

通常の t 分布の理論から

$$\frac{\hat{\mu} - \mu}{s/\sqrt{n}} \sim t(n-1) \quad (\text{A4})$$

である。これから、 $(100 - \alpha)\%$ 信頼区間は t 分布の $\alpha/2\%$ 点を使って

$$\hat{\mu} - \frac{s}{\sqrt{n}} t(\alpha/2, n-1) \leq \mu \leq \hat{\mu} + \frac{s}{\sqrt{n}} t(\alpha/2, n-1) \quad (\text{A5})$$

となる。ここで $\hat{\mu}$ は

$$\hat{\mu} \sim N\left(\mu, \frac{\sigma^2}{n}\right) \quad (\text{A6})$$

であるので、信頼区間は、中心が μ のまわりに分散 σ^2/n の正規分布でばらつく、長さ

$$2 \frac{s}{\sqrt{n}} t(\alpha/2, n-1) \quad (\text{A7})$$

の区間である。なお、標本によって s も変動するため、信頼区間の長さもばらつく。

パラメトリックブートストラップ法の信頼区間

パラメトリックブートストラップ法では (A1) 式、

(A3) 式でデータから推定された平均と分散を用いて

$$N(\hat{\mu}, u^2) \quad (\text{A8})$$

からさらに大きさ n のデータ x^* を何度も発生させる。そしてこの平均

$$\hat{\mu}^* = \frac{1}{n} \sum_{i=1}^n x_i^* \quad (\text{A9})$$

の分布から信頼区間を推定する。 x^* は (A8) 式の正規分布から発生しているから $\hat{\mu}^*$ の分布は

$$\frac{\hat{\mu}^* - \hat{\mu}}{u/\sqrt{n}} \sim N(0, 1) \quad (\text{A10})$$

となる。パーセンタイル法ではこの分布を使って信頼区間が推定される。 $(100 - \alpha)\%$ 信頼区間は、標準正規分布の $\alpha/2\%$ 点 $z(\alpha/2)$ を使って

$$\hat{\mu} - \frac{u}{\sqrt{n}} z(\alpha/2) \leq \mu \leq \hat{\mu} + \frac{u}{\sqrt{n}} z(\alpha/2) \quad (\text{A11})$$

となる。

$\hat{\mu}$ は平均 μ 、分散 σ^2/n の正規分布でばらつくから、結局ブートストラップ法で推定された信頼区間は、中心が μ のまわりに分散 σ^2/n の正規分布でばらつく、長さ

$$2 \frac{u}{\sqrt{n}} z(\alpha/2) \quad (\text{A12})$$

の区間となる ((A7) 式同様 u の変動によりこの長さもばらつく)。

両者の比較

(A7) 式と (A12) 式を比較すると、パラメトリックブートストラップ法の信頼区間は s が u 、 $t(\alpha/2, n-1)$ が $z(\alpha/2)$ となっている点が異なる。パラメトリックブートストラップ法で計算される信頼区間は、自由度の影響を全く考慮しない信頼区間となっており、 t 分布を用いた信頼区間の

$$\sqrt{\frac{n-1}{n}} \frac{z(\alpha/2)}{t(\alpha/2, n-1)} \quad (\text{A13})$$

倍の短い区間となっている。またこの時

$$\begin{aligned} P\left(\left|\frac{\hat{\mu} - \mu}{u/\sqrt{n}}\right| < z(\alpha/2)\right) &= P\left(\left|\frac{\hat{\mu} - \mu}{s/\sqrt{n}}\right| < \sqrt{\frac{n-1}{n}} z(\alpha/2)\right) \\ &< P\left(\left|\frac{\hat{\mu} - \mu}{s/\sqrt{n}}\right| < t(\alpha/2, n-1)\right) = (100 - \alpha)\% \end{aligned} \quad (\text{A14})$$

となることから，パラメトリックブートストラップ信頼区間の信頼係数は $(100-\alpha)\%$ より小さくなる。ここで， $P(p < a)$ は $p < a$ となる確率を示す。
パラメトリックブートストラップ法において用いら

れる分散の推定量として，(A3) 式のかわりに不偏な (A2) 式を使っても，(A11) 式において u が s となるだけで正規分布の部分は変化がない。このためやはり短い信頼区間となる。

ミトコンドリアDNA分析から推定した養成クロマグロの産卵生態

升間主計^{*1}, 手塚信弘^{*1}, 尾花博幸^{*1}, 鈴木伸明^{*2}, 野原健司^{*2}, 張 成年^{*2}

Spawning ecology of captive bluefin tuna (*Thunnus thynnus orientalis*) inferred by mitochondrial DNA analysis

Shukei MASUMA^{*1}, Nobuhiro TEZUKA^{*1}, Hiroyuki OBANA^{*1}, Nobuaki SUZUKI^{*2},
Kenji NOHARA^{*2} and Seinen CHOW^{*2}

Abstract Sixty-three individuals of mature bluefin tuna (*Thunnus thynnus orientalis*) have been maintained in a 14-ha cove of Amami Island, Japan. Spawning activity was observed on 22 days during May 28 through November 10 in 2001. In order to investigate spawning frequency, period and number of spawning female per day, mtDNA genotypes of spawned eggs were analyzed. MtDNA Dloop region was amplified via PCR and the genotypes of 23 to 64 eggs collected per day were determined by RFLP analysis. Ten genotypes were detected among 691 eggs in total. Forty percent of the eggs belonged to genotype 3, which was observed on 20 out of 22 spawning days. Occurrence of genotypes 6, 7 and 10 were also frequent and observed on 9 to 11 days. Occurrence of the other genotypes was much less frequent. In June, eggs having genotype 3 were observed almost every day for a whole week. Occurrence of certain genotypes for 2 to 3 consecutive days was not unusual. Substantial spawning with such consecutive spawning was observed by mid November. These results differed from general presumption that individual female of natural population spawns intermittently for only a few times during April to August.

Key words: northern bluefin tuna, genotype of eggs, spawning ecology

太平洋クロマグロ (*Thunnus thynnus orientalis*) や大西洋クロマグロ (*Thunnus thynnus thynnus*) は水産物の中で重要な魚種の1つであり, 特に, 日本の市場では, まぐろ類の中で最も高値で取引されている。そのため, 近年海外からの蓄養物の輸入が急増し, さらに乱獲による資源の減少が懸念されている。近年では種苗生産を目的とした親魚養成が行われるようになり, 近畿大学では1979年に世界で初めて生簀網内で養成されたクロマグロからの自然産卵に成功し, その後いくつかの日本国内の機関で同様な取り組みが

なされるようになった (Kumai, 1997)。水産庁の委託を受け, 日本栽培漁業協会奄美事業場でも1994年から親魚養成に取り組み1998年から採卵に成功して以来, 種苗放流による資源の涵養を目的として種苗生産技術開発に取り組んでいる。

人工種苗の放流については野生集団への影響が懸念されており, 種苗の遺伝的多様性に関する情報が必要となっている。そのような状況の中で高感度DNAマーカーを用いて, 親魚, 種苗の遺伝的多様性の調査が盛んに行われている (谷口, 1997)。また, ほとんどの魚種で

2002年8月7日受理 (Received on August 7, 2002)

水産総合研究センター業績 A 第29号 (Contribution No. A 29 from the Fisheries Research Agency)

^{*1} 日本栽培漁業協会奄美事業場 〒894-2323 鹿児島県大島郡瀬戸内町儀崎山原955-5 (Japan Sea Farming Association Amami Station, 955-5 Hyosakiyamahara, Setouchi, Oshima, Kagoshima 894-2323, Japan)

^{*2} 遠洋水産研究所 〒424-8633 静岡県清水市折戸5-7-1 (National Research Institute of Far Seas Fisheries, 5-7-1 Orido, Shimizu, Shizuoka 424-8633, Japan)

は外見からの雌雄判別は困難であり, まぐろ類も例外ではない。外見や標識等で区別できたとしても, 実際に産卵している現場を確認することは難しい。そのため, 養成下における雌親魚数や雌個体ごとの産卵頻度や期間はほとんど不明であることが現状である。脊椎動物のミトコンドリアDNA (mtDNA) は母系遺伝することが知られている。もし個体の識別が可能なレベルの遺伝的変異がmtDNAで検出できれば雌親の特定が可能となり, 産卵が行われたと同時に卵の遺伝子型分析を行うことができれば, ほばリアルタイムの産卵モニタリングも可能となる。mtDNAの非翻訳領域であるDループ領域は変異性が高いことが知られている。まぐろ類においても高度な多型性が報告されているとともに (Alvarado-Bremer *et al.*, 1998, 1999; Chow *et al.*, 2000), 比較的簡便なPCR-RFLP解析によりまぐろ類, かじき類で比較的高いレベルの多型が検出できることが報告されている (Chow *et al.*, 1997, 2000; Chow and Takeyama, 2000)。

本研究において, 我々は産卵期間中に産出されたクロマグロ卵のmtDNA遺伝子型を調べ, 産卵雌を想定することによって, 飼育下でのクロマグロ雌親魚の産卵生態に関する調査を行なったので報告する。

材料と方法

親 魚

1993年に高知県沖で8月に漁獲された当歳魚(ヨコワ)が約1年間沖縄県本部町の民間養殖業者によって育てられた。このうち189個体を1994年6月に日本栽培漁業協会奄美大島事業場地先の生簀(直径40m, 深さ15m)に収容し親魚としての養成を開始した。1995年9月に95尾を湾の奥と沖側を網で仕切った飼育施設(以下, 仕切り網群)へ移し, 養成を継続した。本群は1998年(5歳)から産卵を開始した後, 毎年産卵を続けている。2001年(8歳)に本研究を開始するまでに取揚げまたは死亡した個体は32個体で, そのうち性別が判明したのは29尾であった。また, 2002年4月までにさらに9個体が死亡した。取揚げまたは死亡した個体のうち性別が判明した個体は38個体でそのうち16個体が雌であった。

採 卵

目視による産卵行動の確認あるいは小魚が卵を摂餌する音が聞こえた後に, 採卵を開始した。採卵は曳き網(枠の大きさ: 130×70cm, 網の長さ: 180cm)をボートの舷側に取り付け, 微速で前進しながら約20~40分間, 表層に浮いた卵を採集する方法で行った。

DNA解析

死亡した親魚の筋肉組織及び産出卵からのDNA抽出はSepaGene(三光純薬)を用いて行なった。抽出したDNAを20 μ LのTEbufferで溶解し, PCRを行うまで冷蔵保存した。卵から抽出したDNAからmtDNAのDループ領域を増幅するためにnested PCR法を用いた。PCR反応液組成はChow and Kishino (1995)に従った。1stPCRは反応液3 μ Lに抽出DNAを0.5 μ L加えて行った。用いたプライマーの塩基配列は5'-TAGCACT ATTCTCCCTAAC-3' (CB3R-LL) と5'-TCTAGAA CAGGCTCCTCTAG-3' (12SAR-HL) である。この反応液を95 $^{\circ}$ Cで3分間初期加熱変性し, その後30サイクルの増幅反応(50 $^{\circ}$ C 30秒, 72 $^{\circ}$ C 1分, 95 $^{\circ}$ C 1分)後, 72 $^{\circ}$ C 5分で最後のDNA鎖の伸長反応を行った。1stPCRの反応液を蒸留水で20倍に希釈し, そのうち0.4 μ Lを2ndPCR反応液(10 μ L)に加えた。2ndPCR反応で用いたプライマーはPalumbi *et al.* (1991)によるCB3R-Lと12SAR-Hである。最後の伸長反応時間を6分間として, それ以外の反応は1回目のPCRと同様に行った。PCRサンプルをアガロースゲル電気泳動しエチジウムブロマイド染色によってDNAの増幅を確認, 増幅が確認されたサンプルについて制限酵素処理を行った。6種類の制限酵素(Bsa I, Dde I, Dpn I, Rsa I, Msp I, Tsp509 I)を用いて処理したPCRサンプルを2.5%アガロースゲル(Biogel, BIO101 Inc.)で2時間半から4時間程度電気泳動した。泳動後, エチジウムブロマイドで染色し, 泳動像を撮影し切断片長多型を調べた。

結 果

産卵状況

産卵は2001年5月28日から始まり, 11月10日まで続いた。この間に22日で産卵が確認された(Fig. 1)。総採卵数は1,246万粒であった。正常ふ化率は平均75.3%(20.8~95.2%)であった。産卵期間中の水温は24.3~29.9 $^{\circ}$ Cで, 開始時が24.4 $^{\circ}$ C, 終了時が24.5 $^{\circ}$ Cであった。2001年の産卵開始時での親魚数は63尾で, 産卵期間中に8尾が死亡し, 内2尾は雌であった。死亡魚のサイズは尾叉長で平均241cm(218~250cm), 体重で平均298kg(181~367kg)であった。産卵期間後2002年4月までに雌1個体が死亡した。

卵の遺伝子型(タイプ)と出現頻度及び期間

採卵した日毎に23~64個の卵について遺伝子型分析を行ったところ, 総数691個で10種類のタイプが検出された(Table 1)。

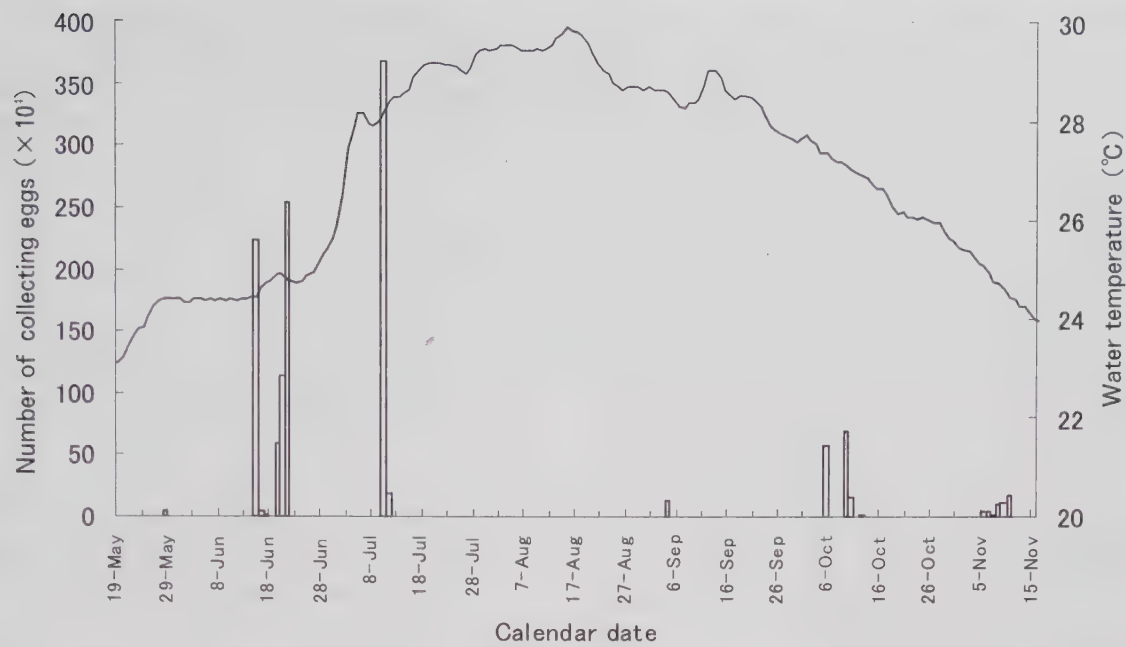


Fig. 1. Water temperature at 10 m depth and total number of eggs collected during the spawning season in 2001

Table 1. Composite genotypes of eggs spawned by bluefin tuna broodstock

Composite genotype	Genotypes					
	<i>Bsa</i> <i>JI</i>	<i>Dde</i> <i>I</i>	<i>Dpn</i> <i>II</i>	<i>Msp</i> <i>I</i>	<i>Rsa</i> <i>I</i>	<i>Tsp</i> 5091
1	A	E	A	A	B	B
2	A	E	A	A	C	A
3	A	E	A	A	C	B
4	B	A	A	A	B	B
5	B	D	A	C	C	B
6	B	E	A	A	B	A
7	B	E	A	A	B	B
8	B	E	A	A	C	A
9	B	E	A	A	C	B
10	B	E	A	C	C	B

各産卵日に検出された各タイプの卵数をTable 2に示した。各タイプの出現頻度については、タイプ3 (AEAACB) が最も頻繁に出現し22日の産卵日数の内20日に見られた。また、タイプ10は11日、タイプ6は10日、タイプ7は9日に見られた。一方、タイプ8は4日、タイプ9は3日、タイプ5は2日、タイプ1、2及び4は1日と少なく、タイプによって出現頻度に大きな違いが見られた。出現頻度が高いタイプほど各採卵日での卵に占める割合が高い傾向が見られた。

数日間連続して検出されたタイプがあり、特にタイプ3は6月14日から21日の間、産卵行動と卵が確認できなかった1日の非採卵日以外毎日しかも高い割合で出現した。またその他の時期でも、出現頻度の高いタイプ3、6、7及び10は2日から3日連続して出現した。

1日あたりの出現タイプ数は5、6種類がもっとも少なく1日のみで、1種類だけ見られた日が3日、4種類が見られた日が4日、そして2、3種類が最も多くそれぞれ7、6日であった。

親魚の遺伝子型

2001年の産卵開始から終了までの間に8個体が死亡した。いずれも生殖腺は十分に発達しており、雌と確認された2個体のうち7月29日に死亡が確認された1個体は腐敗が激しく廃棄されたため、遺伝子型分析は行わなかった。10月22日に死亡した別の1個体の遺伝子型はタイプ3であり、このタイプはそれ以降も産出卵中に出現した。

Table 2. Spawning profiles of bluefin tuna. Numbers of each cell indicate the number of eggs that had been identified genotypes by PCR-RFLP. See Table 1 for the composite genotypes.

Date	Composite genotypes										Total
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	
28 May			4							25	32
14 Jun.			4			23		2			29
15 Jun.			16							14	30
16 Jun.			22								22
17 Jun.		2	39								41
19 Jun.			15			5		4			24
20 Jun.			20						1	6	27
21 Jun.			28				5				33
10 Jul.			3	2				8		10	23
11 Jul.							32				32
3 Sept.			39			2					41
4 Sept.			2			7			1	20	30
5 Oct.			4			4				19	27
9 Oct.			9							23	32
10 Oct.			9			3	4		2	9	27
12 Oct.			4			22	3			2	31
5 Nov.			16			3	4				23
6 Nov.			5				24				29
7 Nov.			32			2					34
8 Nov.							32				32
9 Nov.	1		9		1	6	29			18	64
10 Nov.			1				23	2		2	28

考 察

本研究は、養成下におけるクロマグロの産卵生態を知ることを目的として産出卵のmtDNA多型を用いた初めての分析である。しかし収容している親魚の遺伝子型が不明であり、産出卵で検出したタイプが実際に1尾の雌親由来かどうかについての確証はない。本研究と同じ手法を用いて解析した日本海と太平洋沿岸で漁獲されたクロマグロ幼魚標本計119個体のmtDNAハプロタイプ多様度は96.5%であった（張，未発表）。これは無作為に抽出した2個体が異なる遺伝子型である確率が96.5%であることを意味している。また，本研究で用いた制限酵素数は上記の分析よりも1種類多いことから，解析結果は個体識別に近いものと考えられる。しかしタイプ3であった雌が死亡後も同じ遺伝子

型の卵が出現していることは，タイプ3の雌親が少なくとも2個体以上存在したことを示している。また，出現頻度が高いその他のタイプにおいても複数の雌親が存在する可能性を否定できない。しかしながら，本研究で出現頻度の高かったタイプが自然集団の標本中でも出現頻度が高いわけではなかった（張，未発表）。このことから，同じタイプを持つ雌個体が存在したとしてもかなり限られた個体数であるものと考えられる。

本種の産卵生態に関してはKishinoue（1923），中村（1938），Yamanaka（1963），矢部ら（1966），上柳（1967），沖山（1974），Okiyama（1979），依田（1976，1981），西川（1986，1990），石原（1994）などによる漁獲物の成熟調査，仔稚魚の出現，分布調査に基づいた多くの報告がある。この中で，産卵多回性について中村（1938）は多回産卵の可能性は少ないとしたが，

依田（1981）は卵巣卵径組成から、石原（1994）は卵巣卵の組織学的観察から本種の産卵多回性を示唆している。本研究では5月から11月の間で産卵活動が確認された22日において採卵を行った。このうちの1日のみに出現したタイプは3種類だけであり、2日ないし4日に出現したタイプが3種類、他の4種類は9日以上頻度で出現した。この結果は養成クロマグロが多回産卵することを示しており、組織学的調査による結果を支持するものである。

自然状態では産卵海域で産卵期に巻網によって漁獲された群れのほとんどの雌がほぼ産卵可能な状態の卵巣を持っていることから、同調して群れで一斉に産卵を行っているのではないかと推測されている（石原，1994）。今回用いた手法によって検出された遺伝子タイプは10種類であったが、検出に漏れた個体の卵や上述したように同じタイプを持つ複数個体の存在が考えられるため、実際に産卵に関与した個体は10数個体いるものと考えられる。すなわち、出現したタイプ数から推定する産卵雌親数は常に過少評価していることになる。産卵日あたりに出現するタイプ数は2～3種類の場合が多く、5、6種類のタイプが出現した日もわずかではあったが見られたため、養成下においても複数の雌が同調して産卵に関与するものと考えられる。

まぐろ類における産卵間隔についてはキハダ、メバチ、ミナミマグロにおいて卵巣の組織学的観察に基づいて、成熟雌の平均産卵間隔がそれぞれ1.52日、1.09日、1.62日と推定されている（Farley and Davis, 1998; Nikaido *et al.*, 1991; Schaefer, 1998）。一方、上柳（1994）は、クロマグロにおいてはキハダやメバチのような連日産卵の証拠は見られず、個体の産卵期間を1ヵ月と仮定して、平均産卵間隔を6日前後と推算している。しかしながら、本研究結果での遺伝学的解析が個体識別レベルにあると仮定できるならば、限られた期間ではあるものの養成クロマグロには数日間連続して産卵する個体がいる可能性がある。

太平洋クロマグロの産卵期間は4月から8月と考えられており、フィリピン北方から南西諸島周辺海域にかけての南方では4月から5月に始まり本州沿岸では7月頃そして日本海では8月にも産卵が見られる（Collette and Nauen, 1983; 沖山, 1974; Okiyama, 1979）。養成クロマグロでは、6月から7月に見られた産卵盛期と比較して採卵数はかなり少ないものの、個体数では盛期に匹敵するぐらいのレベルで11月初旬にも産卵していることが観察された。また、日本沿岸では体長20～30cmの幼魚が7月から8月にかけて多く出現するが、量的に少ないながらも2月から3月に同サイズの幼魚が出現することが報告されており

（Yamanaka, 1963）、これらの幼魚が11月から暮れの初冬にかけて生まれた可能性は高い。生態的に似ているミナミマグロにおいても春と秋生まれと考えられる明らかに体長が異なる幼魚が同時期に出現することが知られている（Grewe *et al.*, 1997）。これらのことから、11月に見られた産卵が養成下での特異的現象ではなく、自然界では従来考えられてきたよりも産卵期間が長いあるいは春から初夏の産卵盛期とは別の産卵期がある可能性が高い。本研究で示唆されたように、同一個体が11月まで産卵を継続できる能力を有しているならば、産卵場として知られ、産卵時期が順次遅れて始まっている南西諸島から中部太平洋、日本海で同一の個体（群）が北上しながら産卵している可能性がある。一方、後期（11月）のみに産卵した個体（タイプ1）も見られることから、南西諸島、中部太平洋、日本海で別の群が産卵している可能性も残されている。いずれにしても、天然魚の調査からこれらの点に関して言及した報告はない。

以上のように、天然魚での観察結果を支持する結果とそうでない知見が得られたが、本研究では養成親魚の遺伝子型が把握されていないことがひとつの大きな問題である。今後同様の分析を行う場合には、活け込む際に個体ごとに識別用のICチップの埋め込み及び組織片を採取しておくこと、さらに多型検出感度の高い手法を応用することが必要である。

謝 辞

本研究は奄美事業場スタッフの協力なくしてはありえなかった。また、DNA抽出及びPCR-PFLPに関わる煩雑な作業には奄美事業場職員富岡江利氏に負うところが大きい。日本栽培漁業協会参与廣瀬慶二博士にはクロマグロの成熟、産卵に関する多くの議論を通して、重要なポイントを指摘して頂いた。遠洋水産研究所浮魚資源部長鈴木治郎博士からは本論文に対するコメントをいただくとともに重要な参考文献を紹介して頂いた。ここに記して深く感謝の意を表する。

文 献

- Alvarado-Bremer J. R., Stequert B., Robertson N. W., and Ely B., 1998: Genetic evidence for inter-oceanic subdivision of bigeye tuna (*Thunnus obesus*) populations. *Mar. Biol.*, **132**, 547-557.
- Alvarado-Bremer J. R., Naseli, I., and Ely B., 1999: Heterogeneity of northern bluefin tuna populations. *ICCAT Coll. Vol. Sci. Pap.*, **XLIX**,

- 127-129.
- Chow S. and Kishino H., 1995: Phylogenetic relationships between tuna species of the genus *Thunnus* (Scombridae: Teleostei): Inconsistent implications from morphology, nuclear and mitochondrial genomes. *J. Mol. Evol.*, **41**, 741-748.
- Chow S., Okamoto H., Uozumi Y., Takeuchi Y., and Takeyama H., 1997: Genetic stock structure of the swordfish (*Xiphias gladius*) inferred by PCR-RFLP analysis of the mitochondrial control region. *Mar. Biol.*, **127**, 359-367.
- Chow S., Okamoto H., Miyabe N., Hiramatsu K., and Barut N., 2000: Genetic divergence between Atlantic and Indo-Pacific stocks of bigeye tuna (*Thunnus obesus*) and admixture around South Africa. *Mol. Ecol.*, **9**, 221-227.
- Chow S. and Takeyama H., 2000: Nuclear and mitochondrial DNA analyses reveal four genetically separated breeding units of the swordfish (*Xiphias gladius*). *J. Fish Biol.*, **56**, 1087-1098.
- Collette B. B. and Nauen C. E., 1983: FAO species catalogue, Scombridae of the world, FAO, Rome.
- Farley J. H. and Davis T. L. O., 1998: Reproductive dynamics of southern bluefin tuna, *Thunnus maccoyii*. *Fish. Bull.*, **96**, 223-236.
- Grewe P. M., Elliott N. G., Innes B. H., and Ward R. D., 1997: Genetic population structure of southern bluefin tuna (*Thunnus maccoyii*). *Mar. Biol.*, **127**, 555-561.
- 石原幸雄, 1994: 日本近海におけるクロマグロの産卵に関する研究. 東海大修士学位論文, 19pp.
- Kishinoue K., 1923: Contributions to the comparative study of the so-called Scombridae fishes. *J. Coll. Agr. Imp. Univ. Tokyo*, **8**, 293-475.
- Kumai H., 1997: Present state of bluefin tuna aquaculture in Japan. *Suisanzoshoku*, **45**, 293-297.
- 中村 廣司, 1938: マグロ *Thunnus orientalis* (Schlegel) の習性について (予報). 動物学雑誌, **50**, 279-281.
- Nikaido H., Miyabe N., and Ueyanagi, S., 1991: Spawning time and frequency of bigeye tuna. *Bull. Nat. Res. Inst. Far Seas Fish.*, **28**, 47-73.
- 西川康夫, 1986: 1984, 1985年8月, 日本海におけるクロマグロ仔魚の出現について. 水産海洋研究会報, **50**, 186-187.
- 西川康夫, 1990: クロマグロの主要産卵場. 水産技術と経営, **36**, 13-21.
- 沖山宗男, 1974: 日本海におけるクロマグロの後期仔魚の出現. 日水研報, **25**, 89-97.
- Okiyama M., 1979: Successful spawning of some holoeipipelagic fishes in the Sea of Japan and zoogeographical implications. Proc. 7th Japan-Soviet Joint Symp. Aquaculture, September 1978, pp.223-233.
- Palumbi S., Martin A., Romano S., McMillan W. O., Stice L., and Grabowski G., 1991: The Simple Fool's Guide to PCR, Version 2.0, University of Hawaii, Honolulu.
- Schaefer K. M., 1998: Reproductive biology of yellowfin tuna (*Thunnus albacares*) in the eastern Pacific Ocean. *Inter-Am. Trop. Tuna Comm. Bull.*, **21**, 201-272.
- 谷口順彦, 高木基裕, 1997: DNA多型と魚類集団の多様性解析, 「魚類のDNA—分子遺伝学的アプローチ」(青木 宙, 隆島史夫, 平野哲也編), 恒星社厚生閣, 東京, pp. 117-137.
- 上柳昭治, 1967: マグロ類の産卵場について. 鮪漁業, **60**, 15-20.
- 上柳昭治, 1994: マグロ類の産卵, 初期生態. 海洋, **26**, 534-538.
- 矢部 博, 上柳昭治, 渡部久也, 1966: クロマグロの初期生態及びミナミマグロの仔魚について. 南水研報, **23**, 95-129.
- Yamanaka H., 1963: Synopsis of biological data of Kuromaguro *Thunnus orientalis* (Temminck and Schlegel), 1842 (Pacific Ocean). *FAO Fish. Rep.*, **6**, 180-217.
- 依田 孝, 1976: 本道日本海のクロマグロについて. 北水試月報, **33**, 2-11.
- 依田 孝, 1981: 道西日本海のクロマグロ卵巣の成熟状態について. 北水試月報, **38**, 211-221.

Kink in the Cd-PO₄ plot near the Okinawa Island observed in the summer of 2001

Kazuo ABE*

Abstract The relationship between cadmium (Cd) and phosphate (PO₄) was investigated in an area near the Okinawa Island in June 2001. A plot of these constituents showed two straight lines with a clear deviation (kink) at a PO₄ concentration of around 0.4 μ M. The forces that caused the existence of the kink in the plot are not clear; however, the discontinuity of the water mass across this layer, as deduced from the T-S diagram, seems to be at least partially responsible.

Key words: Cd, PO₄, Kink, Okinawa Island

The distribution of cadmium (Cd) in the ocean is strongly correlated with that of phosphate (PO₄). It has been reported that the behavior of Cd in seawater is regulated by marine biogeochemical processes, such as an uptake by phytoplankton in surface waters, consequential decomposition of the produced organic matter, and remineralization in deep waters, which indicates the importance of studying the behavior of bio-limiting constituents such as Cd and P O₄ for a better understanding of productivity in the sea. Early studies showing a clear linearity with a 0-intercept in the plot of Cd and PO₄ were conducted in the Pacific Ocean with a slope of around 0.3-0.36 nM/ μ M (e.g., Bruland, 1980). However, more recent studies have shown that not all relationships between the two constituents have a clear linearity. In fact, a deviation (kink) in the plot has been reported (Kudo *et al.*, 1996; Abe, 2001), and Abe (2002a) shown the kink in the Cd-PO₄ plot in the subtropical area including the southern Okinawa Trough. The objective of this paper is to report the kink in the Cd-PO₄ plot observed at a depth of 170 to 180m on the northern

part of the Okinawa Trough in summer of 2001.

Water samples were taken vertically at St. 1 (28°10'N, 127°13'E: water depth, 1,070 m) from 0 to 250m every 10 meters using acid-cleaned rosette-mounted 1.7L Niskin bottles aboard the R/V Yoko-Maru of the Seikai National Fisheries Research Institute in June 2001 (Fig. 1). The water samples were transferred to acid-cleaned 250mL polyethylene bottles and frozen

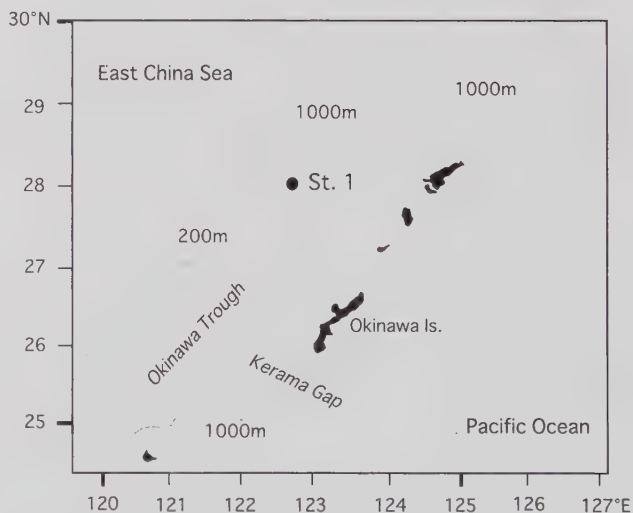


Fig. 1. Sampling sites in this study

2002年8月15日受理 (Received on August 15, 2002)

水産総合研究センター業績A第30号 (Contribution No. A 30 from the Fisheries Research Agency)

* 西海区水産研究所石垣支所 〒907-0451 沖縄県石垣市浮海大田148-446 (Ishigaki Tropical Station, Seikai National Fisheries Research Institute, 148-446 Fukai-Ota, Ishigaki, Okinawa 907-0451, Japan)

immediately until analysis in the laboratory. Details of the analytical method for the determination of Cd and PO_4 are given in Abe (2002a). The analytical error in a single determination of dissolved cadmium was estimated as 2.4% at a concentration of 76pM, and 1.4% at a concentration of $1.33\text{ }\mu\text{M}$ for phosphate. Temperature and salinity were measured by a Sea Bird SBE9plus CTD up to 300m. Salinity increased with depth from the surface to a

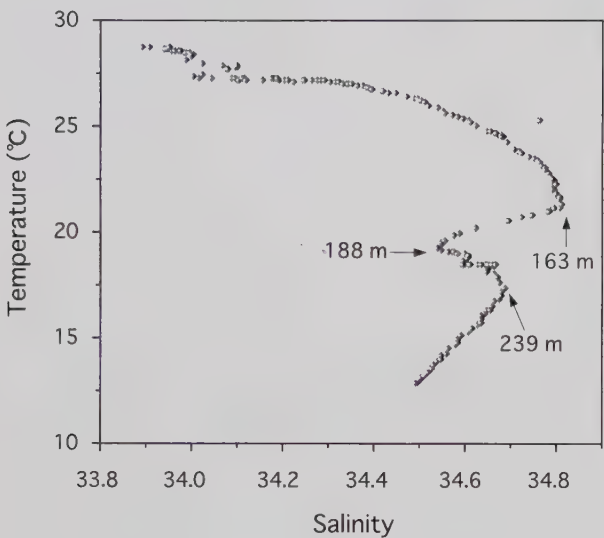


Fig. 2. T-S diagram. The plotted points were arranged every one-meter from the surface to 300m. Numbers in the figure indicate the water depth corresponding to each point.

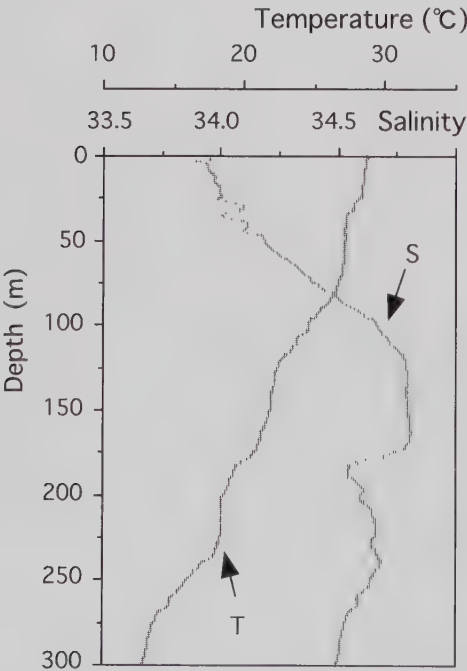


Fig. 3. Vertical profiles of temperature and salinity

maximum of around 34.8 observed at 163m (Figs. 2, 3). Below 163m, the salinity decreased to 188m and increased again to 239m, and the change in the salinity was much steeper between 163m and 188m, which suggested the penetration of low salinity water into this layer. Below 239m, the salinity and temperature decreased gradually with depth. The vertical profile of dissolved Cd was typical of that of the nutrient, PO_4 (Fig. 4). In fact, Cd was depleted in the surface water but increased in concentration with depth. This distributional

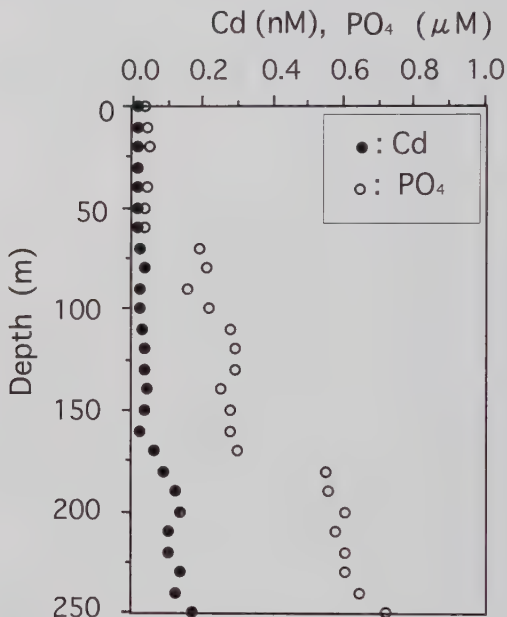


Fig. 4. Vertical profiles of Cd and PO_4

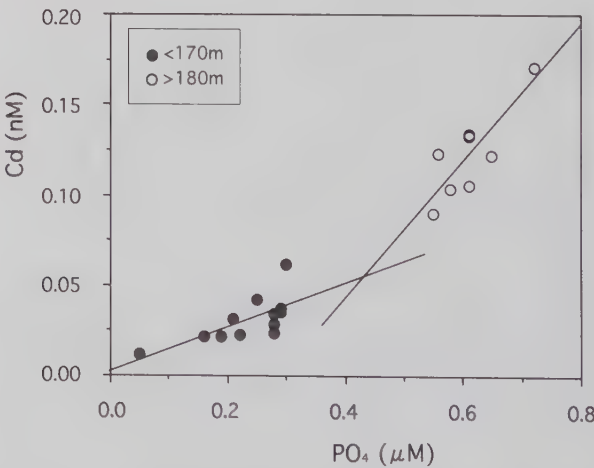


Fig. 5. Plot of Cd and PO_4 . A clear kink was shown across the PO_4 concentration of around $0.4\text{ }\mu\text{M}$ corresponding to a water depth between 170m and 180m.

pattern generally agrees with a previously reported trend in the open oceans (e.g., Pai and Chen, 1994). Fig. 5 shows the relationship between Cd and PO₄. As shown, two clusters were recognizable in the plot across the PO₄ concentration of around 0.4 μM, and regression analyses were calculated for each group as follows:

$$\text{Cd} = 0.0020 + (0.12 \times 10^{-3}) \times \text{PO}_4$$

$$(r=0.70) \cdots \cdots (<170\text{m}) \quad (1)$$

$$\text{Cd} = -0.11 + (0.38 \times 10^{-3}) \times \text{PO}_4$$

$$(r=0.85) \cdots \cdots (>180\text{m}) \quad (2)$$

In the calculation of the regression line, a significant figure was determined to be two digits due to the low concentrations (low accuracy) of the observed Cd and PO₄ in this study. The regression line up to 170m showed a straight line going through near the origin and the slope of 0.12 (nM/μM), which was in general agreement with the values reported by Abe (2002a). Uptake-remineralization ratios to oxygen (molar ratio) were reported to be 0.00134×10^{-3} and 0.00684 for Cd and PO₄, respectively, in this study area (Abe, 2002b), and from these values, the Cd/PO₄ ratio in the uptake-remineralization process was calculated to be 0.19 (nM/μM). These two values seemed to be similar, which suggested that the biogeochemical (uptake-remineralization) process regulated the relationship between the two constituents in the shallow layer (<170m). Below 180m, the linearity was also maintained in the plot, with a steeper slope of 0.38 (nM/μM) that was attributable to the physical mixing with deeper water. Abe (2002a) also reported the existence of a kink at a PO₄ concentration of approximately 0.2 μM in the Cd-PO₄ plot near the Ryukyu Islands, corresponding to the discontinuity of the water mass at a water depth of around 250m~300m across the North Pacific Subtropical Mode Water. The water depth at which the deviation (kink) was observed in this study corresponded to the layer with a steep change in salinity that was attributable to the penetration of a different less saline water (Figs. 2, 3). The less saline water was considered

to be originated from the continental shelf water (Nitani, 1972), and this penetration possibly led to the discontinuity of the water type across the layer. In conclusion, although the driving forces causing the discontinuity in the plot remain obscure, a clear kink was certainly observed in this study in the relationship between the two constituents.

Acknowledgments

The author is deeply appreciative of the assistance with sampling that was provided by the officers and crew of the Yoko-Marui of Seikai National Fisheries Research Institute. This study was supported by the program for Global Carbon Cycle and Related Mapping Based on Satellite Imagery (GCMAPS), which is funded by the Ministry of Education, Science and Technology of Japan.

References

- Abe K., 2002a: Relationship between Cd and PO₄ in the subtropical sea near the Ryukyu Islands. *J. Oceanogr.*, **58**, 577-588.
- Abe K., 2002b: Regeneration of Cd, P, and N on the continental shelf of the East China Sea in summer. *Bull. Fish. Res. Agen.*, **3**, 29-32.
- Abe K., 2001: Cd in the western equatorial Pacific. *Mar. Chem.*, **74**, 197-211.
- Bruland K. W., 1980: Oceanographic distribution of cadmium, zinc, nickel, and copper in the North Pacific. *Earth Planet. Sci. Lett.*, **47**, 176-198.
- Kudo I., Kokubun H., and Matsunaga K., 1996: Cadmium in the southwest Pacific Ocean—Two factors significantly affecting the Cd-PO₄ relationship in the ocean—. *Mar. Chem.*, **54**, 55-67.
- Nitani H., 1972: Beginning of the Kuroshio, in "Kuroshio" (eds. by Stommel H. and Yoshida K.), University of Tokyo Press, Tokyo, pp.129-163.
- Pai S. C. and Chen H. Y., 1994: Vertical distribution of cadmium in marginal seas of the western Pacific Ocean. *Mar. Chem.*, **47**, 81-91.

Synopsis of biological data on the blue shark,
Prionace glauca Linnaeus

Hideki NAKANO*¹ and Michael P. SEKI*²

Abstract Blue sharks, *Prionace glauca*, are wide ranging oceanic sharks found world-wide in tropical and temperate waters and the most abundant pelagic shark species. Blue shark is the most successful elasmobranch in the pelagic waters and frequently major by-catch species into the fisheries operating in high seas. Occupation of the pelagic niche in the temperate waters may be one of the key components of its domination in the pelagic ecosystem. The systematics, biology, life history, population, exploitation, and utilization on blue shark were reviewed based on more than eighty scientific publications during the past five decades. Over the years, numerous studies describing the biology, ecology and fisheries of blue sharks have been published, however, the information are more often than not patchy and local in scope. The synopsis thus compiles available information pertaining to blue sharks to establish what is known, where gaps in our knowledge exists, and identifies where additional and future research efforts should be focused. Although a comprehensive stock assessment of blue shark in the North Pacific is still lacking, no overly deviant fluctuations are obvious in the various CPUE series, and no evidence currently exists to suggest that the stock status of North Pacific blue sharks is in a critical state. Nevertheless, further research is needed to assess the true catch levels in each fishery and their impacts on the population. Our mutual interests leads us to focus our efforts on the population of blue sharks inhabiting the North Pacific Ocean, although where relevant, information from the other oceans of the world are also reviewed and presented for comparison.

Key words: blue shark, synopsis, biology, life history, population

Table of Contents	
Introduction	2.1 Biometrics
1.0 Systematics	2.1.1 Length measurement conversion factors
1.1 Scientific name	2.1.2 Length-weight relationship
1.2 Synonymy	2.1.3 Length-processed weight and round weight-processed weight conversion
1.3 Taxonomy	2.1.4 Length-girth relationship
1.4 Local names	2.2 Age and growth
1.5 Field identification	2.3 Reproduction
2.0 Biology and life history	

2002年10月2日受理 (Received on October 2, 2002)
水産総合研究センター業績 A 第31号 (Contribution No. A 31 from The Fisheries Research Agency)
*¹ 遠洋水産研究所 〒424-8633 静岡県清水市折戸5-7-1 (National Research Institute of Far Fisheries, Orido, Shimizu, Shizuoka 424-8633, Japan)
*² National Marine Fisheries Service, NOAA Southwest Fisheries Science Center Honolulu Laboratory 2570 Dole St., Honolulu, HI96822-2396, USA

2.3.1 Size and age at maturity	2.5.1 Feeding
2.3.2 Mating and parturition season, and gestation period	2.5.2 Food
2.3.3 Size at birth	2.5.3 Predators
2.3.4 Litter size and sex ratio of embryos	3.0 Population
2.3.5 Abnormal embryonic development	3.1 Stock unit
2.4 Distribution and migration	3.2 Stock status
2.4.1 Geographical distribution	4.0 Exploitation
2.4.2 Distribution by depth	4.1 Fisheries
2.4.3 Water temperature preference	4.2 Utilization
2.4.4 Segregation by sex and size	4.3 Trade
2.4.5 Migration and movement	Acknowledgments
2.4.6 Diel behavior	Literature Cited
2.5 Trophic relationships	

Introduction

Blue sharks, *Prionace glauca*, are wide ranging oceanic sharks found worldwide in tropical and temperate waters. The most abundant pelagic shark species, large numbers of blue sharks are frequently and incidentally caught by the world's fisheries. Over the years, numerous studies describing the biology, ecology and fisheries of blue sharks have been published, however, the information are more often than not patchy and local in scope. For the conservation and management of this wide ranging resource, it is imperative to develop a more coherent, holistic understanding of the species' biology, life history, and role in the ecosystem. This synopsis thus compiles available information pertaining to blue sharks to establish what is known, where gaps in our knowledge exists, and identifies where additional and future research efforts should be focused. Our mutual interests leads us to focus our efforts on the population of blue sharks inhabiting the North Pacific Ocean, although where relevant, information from the other oceans of the world are also reviewed and presented for comparison.

1.0 Systematics

1.1 Scientific name

Prionace glauca (Linnaeus, 1758)

1.2 Synonymy (after Compagno, 1984)

? *Squalus adscentionis* Osbeck, 1765; ? *Squalus rondeletii* Risso, 1810; *Squalus caeruleus* Blainville, 1825; ? *Galeus thalassinus* Valenciennes, in Cuvier, 1835; ? *Thalassorhinus vulpecula* Valenciennes, in Bonaparte, 1838; also in Müller & Henle, 1839; *Carcharias (Prionodon) hirundinaceus* Valenciennes, in Müller & Henle, 1939; *Thalassinus rondelettii* Moreau, 1881; *Carcharias pugae* Perez Canto, 1886; *Carcharias gracilis* Philippi, 1887; *Hypoprion/Hemigaleus isodus* Philippi, 1887; ? *Carcharias aethiops* Philippi, 1896; *Prionace macki* Phillipps, 1935.

1.3 Taxonomy

Phylum Vertebrata
 Superclass Pisces
 Class Chondrichthyes
 Subclass Elasmobranchii
 Superorder Galea
 Order Carcharhiniformes
 Family Carcharhinidae
 Genus *Prionace*

Classification under superorder follows that of Shirai (1996). Genus *Prionace* was defined by Linnaeus (1758) and includes only one species, *Prionace glauca*, the blue shark.

1.4 Local names

language	local name
English	blue shark, great blue shark, blue whaler
Japanese	yoshikiri-zame, yoshikiri, aota, aobuka, guda, mizu-zame
French	Peau bleue
Spanish	Tiburón azul

1.5 Field identification

The body of the blue shark is slender and elongate. Distinguishing characteristics of the shark include a long snout that is parabolic in dorsoventral view, large eyes without posterior notches, the absence of spiracles, and the presence of unique papillose gillrakers on the internal gill openings. The sickle-shaped pectoral fins are large and long, especially in relation to the remaining other moderately sized fins. Typical of carcharhinid sharks, the elongated, compressed caudal fin bears a notch just below

the end of the upper lobe and there is a nictitating membrane over each eye (Bigelow and Schroeder, 1948; Compagno, 1984).

The coloration of the blue shark is also quite distinctive. Upon capture, the dorsal portions of the body will be a brilliant, dark blue, becoming a lighter but still bright blue on the sides, and then abruptly white ventrally (Fig. 1; Bigelow and Schroeder, 1948; Compagno, 1984).

2.0 Biology and life history

2.1 Biometrics

Blue sharks are relatively large sharks with the maximum size recorded at 383cm in total length (TL) from the Northwest Atlantic Ocean (Bigelow and Schroeder, 1948). Most blue sharks caught, however, are less than 3m in length.

2.1.1 Length measurement conversion factors

Several types of length measurement have



Fig. 1. The blue shark, *Prionace glauca* Linnaeus

been used among various nations and researchers in describing shark morphometrics. Most commonly, these include total length (TL), fork length (FL), precaudal length (PL), and eye-to-fork length (EFL). Total length is defined as the distance between the tip of the snout and the posterior end of the caudal fin. Fork length and precaudal length are the straight line distances measured from the tip of the snout to the fork of the caudal fin and to the precaudal notch, respectively. Eye-to-fork length is measured from the rear margin of the eye to the fork in the caudal fin. For comparative pur-

poses, several relationships to convert between length types have been developed and published. For the North Pacific Ocean, Nakano *et al.* (1985) reported the relationship between TL and PL for sharks taken by research driftnet sets, and McKinnell and Seki (1998) present regression equations between lengths of blue and salmon sharks (*Lamna ditropis*) including TL, PL, and EFL using multinational observer data from the now defunct Japanese high-seas squid driftnet fishery (Table 1, Fig. 2).

For the Atlantic Ocean, Hazin *et al.* (1991) reported relationships among TL, FL, PL and

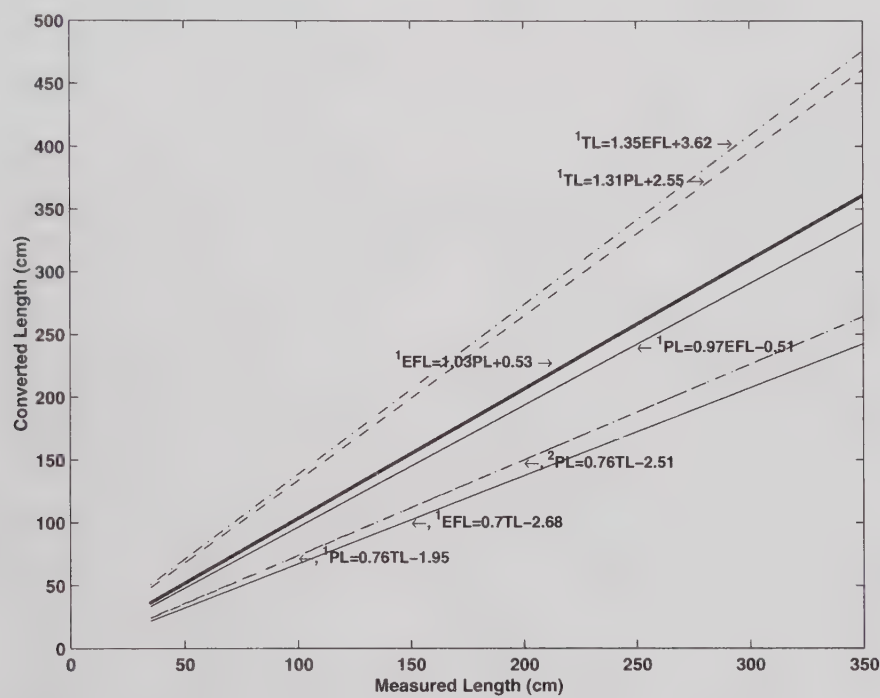


Fig. 2. Relationships between total length (TL), precaudal length (PL) and eye-fork length (EFL) measurements of North Pacific blue sharks collected from ¹Japanese commercial and Canadian experimental squid driftnet operations (McKinnell and Seki, 1998) and from ²research driftnet sets (Nakano, 1985)

Table 1. Relationship between various length measurements (in cm) applied in North Pacific blue shark morphometric assessments

Study	Equation	<i>r</i>	<i>n</i>
Nakano <i>et al.</i> (1985)	PL = 0.762 TL–2.505	0.999	267
McKinnell and Seki (1998)	PL = 0.76 TL–1.95	na	187
	TL = 1.31 PL+2.55	na	187
	TL = 1.35 EFL+3.62	na	242
	EFL= 0.70 TL–2.68	na	242
	EFL= 1.03 PL+0.53	na	190
	PL = 0.97 EFL–0.51	na	190

interdorsal space (IS, the distance from the end of first dorsal fin to the beginning of the second dorsal base) for blue sharks by sex, and Pratt (1979), Castro and Mejuto (1995) and Kohler *et al.* (1995) calculated the regression between TL and FL (Table 2).

There are three length units (i.e. total length, fork length and precaudal length) used for length measurements of sharks as standard length depending by countries or scientists. Total and fork lengths are frequently used in the western societies. While, precaudal length is used in Japan only. It is desired that one of three length units is going to be a common standard for length measurement of sharks among scientists and countries.

2.1.2 Length-weight relationship

The relations between length (cm) and weight (kg) of the blue shark are reported in several published studies. In the North Pacific Ocean, Strasburg (1958) calculated the relation between TL and weight (Wt) measured in pounds, Nakano *et al.* (1985) and Nakano (1994) presented the relation between PL and Wt by sex, and Harvey (1989) reported the length-weight

relationship (TL-Wt) for 150 blue sharks caught in Monterey Bay, California (Table 3, Fig. 3).

In other oceans, length-weight relationships of blue shark were reported by Stevens (1984) for sharks taken off New South Wales in the South Pacific and by Stevens (1975), Hazin *et al.* (1991), Kohler *et al.* (1995) and Draganik and Pelczarski (1984) for blue sharks in the Atlantic Ocean (Table 4). Shark lengths were measured as TL in all of the above studies with the exception of Hazin *et al.* (1991) who employed FL.

Since length-weight relationship for sharks are known to differ among sexes and between geographical areas, new length and weight data collection efforts should focus on addressing these differences. The use of different units used for length measurement among scientists also affects on the relationships between length and weight. For direct comparison it is desired to have one common unit of length used among scientists .

2.1.3 Length-processed weight and round weight-processed weight conversion

Hazin *et al.* (1991) described the relationship between FL (cm) and gutted weight (GWT in

Table 2. Relationship between various length measurements (in cm) applied in the North Atlantic blue shark morphometric assessments

Study	Relationship	Sex	<i>r</i>	<i>n</i>
Hazin <i>et al.</i> (1991)	FL = 11.27 + 0.78 TL	male	0.94	73
	FL = 23.52 + 0.73 TL	female	0.92	59
	PL = 3.92 + 0.74 TL	male	0.95	72
	PL = 28.95 + 0.63 TL	female	0.82	59
	IS = -4.24 + 0.22 TL	male	0.86	73
	IS = 10.10 + 0.16 TL	female	0.74	59
	PL = -3.00 + 0.93 FL	male	0.99	75
	PL = 5.15 + 0.88 FL	female	0.92	66
	IS = -6.62 + 0.28 FL	male	0.92	75
	IS = 3.16 + 0.23 FL	female	0.84	66
	IS = -4.96 + 0.30 PL	male	0.93	84
	IS = 6.80 + 0.23 PL	female	0.81	69
Castro and Mejuto (1995)	FL = -1.061 + 0.8203 TL	both sexes	0.9993	62
	TL = 1.716 + 1.2158 FL	both sexes	0.9993	62
Kohler <i>et al.</i> (1995)	FL = 1.3908 + 0.8313 FL	both sexes	0.9966	572

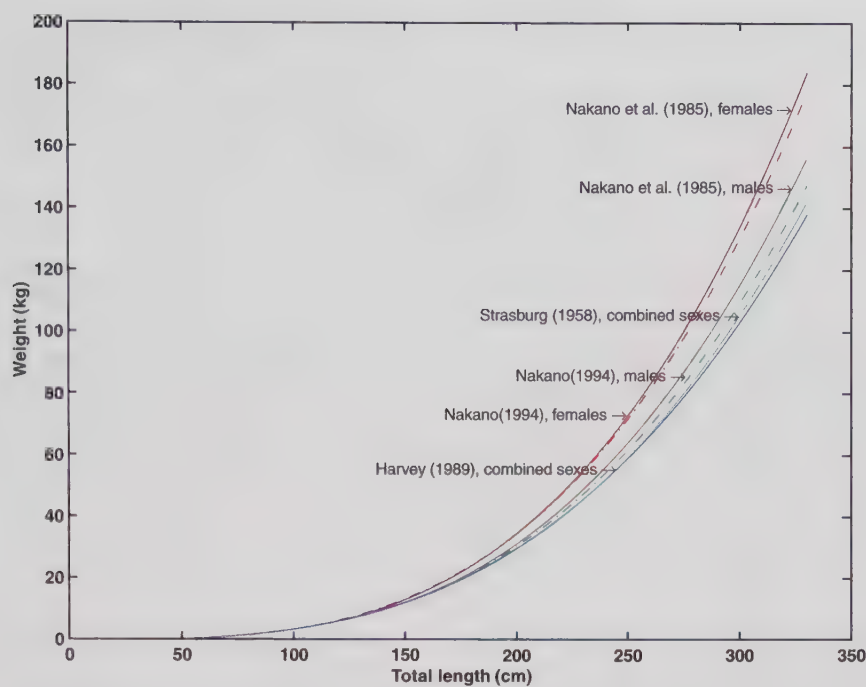


Fig. 3. Standardized total length (cm) - weight (kg) relationships for North Pacific blue shark. [note: curves standardized from PL (cm) - Wt (kg) in Nakano *et al.* (1985) and Nakano (1994), TL (mm) - Wt(kg) in Harvey (1989) and TL (cm) - Wt (pounds, lbs.) in Strasburg (1958)].

Table 3. Length (cm) - weight relationships for blue shark published in the North Pacific Ocean [originally reported in the form: $\log Wt = -5.396 + 1.1349 \log TL$]

Study	Sex	Relationship	<i>r</i>	<i>n</i>
Strasburg (1958) ¹	combined	WT (lbs) = $4.018 \times 10^{-5} TL^{3.134}$		
Nakano <i>et al.</i> (1985)	Male	WT (kg) = $3.838 \times 10^{-6} TL^{3.174}$	0.997	285
	Female	WT (kg) = $2.328 \times 10^{-6} PL^{3.294}$	0.994	148
Harvey (1989)	combined	WT (kg) = $2.57 \times 10^{-5} TL^{3.05}$	0.849	150
Nakano (1994)	Male	WT (kg) = $3.293 \times 10^{-6} PL^{3.225}$	0.993	2910
	Female	WT (kg) = $5.388 \times 10^{-6} PL^{3.102}$	0.992	2890

Table 4. Length (cm) - weight (kg) relationships for blue shark published in the Atlantic Ocean

Study	Sex	Relationship	<i>r</i>	<i>n</i>
Stevens (1975)	Male	WT = $0.392 \times 10^{-6} TL^{3.41}$	0.999	17
	Female	WT = $0.131 \times 10^{-5} TL^{3.20}$	0.968	450
Castro (1983)	combined	WT = $3.1841 \times 10^{-6} TL^{3.1313}$	0.976	4529
Hazin <i>et al.</i> (1985)	Male	WT = $1.377 \times 10^{-7} FL^{3.672}$	0.95	37
	Female	WT = $5.677 \times 10^{-6} FL^{2.928}$	0.83	60
Draganik and Pelczarski (1984)	Male	WT = $9.94 \times 10^{-4} TL^{2.0005}$	na	260
	Female	WT = $7.95 \times 10^{-4} TL^{2.0473}$	na	31

Table 5. Relationships of fork length (cm) and round weight (kg) with gutted weight (kg) by sex for blue sharks in waters off Brazil Hazin *et al.* (1991)

Sex	Equations	<i>r</i>	<i>n</i>
Male	GWT = 9.821 + 10 ⁻⁸ FL ^{3.695}	0.95	33
Female	GWT = 1.827 + 10 ⁻⁶ FL ^{3.154}	0.82	60
Male	GWT = 0.50 + 0.80 WT	0.99	39
Female	GWT = 0.90 + 0.76 WT	0.98	61

Table 6. Precaudal length (cm) - maximum girth (cm) relationships for driftnet caught blue sharks in the North Pacific (Nakano and Shimazaki, 1989)

Sex	Equations	<i>r</i>	<i>n</i>
Male	MG = -2.42 + 0.43 PL	0.98	82
Female	MG = -7.47 + 0.51 PL	0.98	60

kg) and between round weight (kg) and GWT of blue shark by sex caught off Brazil (Table 5).

2.1.4 Length-girth relationship

Nakano and Shimazaki (1989) described the relationship between PL (cm) and maximum girth (MG in cm) for blue shark in the North Pacific while examining the mesh selectivity of driftnets (Table 6). A significant difference was found in the relationship between sexes (P<0.01). Female is more fecund to male.

2.2 Age and growth

Several studies on the age and growth of the blue shark have been conducted over the years. In the North Pacific, Cailliet *et al.* (1983) and Tanaka (1984) obtained estimates of blue shark age and growth parameters using vertebral staining techniques with silver nitrate and haematoxylin-eosin, respectively. Nakano (1994) also published a growth curve for blue sharks derived from observations of vertebral rings stained by silver nitrate considered together with length frequency analysis of sharks from embryo to adults. All of the studies fit their respective data to the von Bertalanffy growth function (Table 7).

In the North Atlantic, Von Bertalanffy growth parameters (in TL) were also estimated by Aasen (1966) using length frequency and by Stevens (1975) using vertebrae stained with

silver nitrate (Table 8). Stevens (1976) reported that annual growth rate of blue shark was 32cm/yr (in TL) based on tag-recapture records. Skomal (1990) also estimated annual growth rate of 39.2cm/yr and 29.3cm/yr in fork length from measured tag-recapture data and refined tag-recapture data, respectively. Stevens (1990) revised annual growth rate of 12.6cm/yr from tagging data.

A comparison of growth curves standardized to total length for blue sharks from both the North Pacific and the Atlantic Oceans is graphically presented in Fig. 4 Growth functions among the various studies in the North Pacific appear quite similar, while models of Atlantic blue sharks predict faster and larger growth than their Pacific counterparts. While looking at a comparison of growth functions between the Northwest and Northeast Pacific by cross-exchange, dual method, and a comparative reading approach, Tanaka *et al.* (1990) pointed out sample and size biases, differences in preparation techniques, variable growth zone criteria, and low reader precision are the principle factors contributing to observed variances which preclude concluding that blue sharks in different parts of the world's oceans have different growth characteristics.

It is interesting that growth of blue shark appears similar among different parts of the world. Although some difference on the growth

are recognized among areas, the similarity of its rate and small variations among areas are more remarkable characteristics of the species when compared with other species of sharks.

2.3 Reproduction

2.3.1 Size and age at maturity

Based on the frequency distribution of pregnant females by size, Suda (1953) reported the minimum size at maturity to be approximately 150cm PL (199cm TL) for female blue sharks in the Northwestern Pacific Ocean. Strasburg (1958) reported 18 pregnant females ranging from 208-247cm TL from the equatorial and Northeastern Pacific Ocean. Nakano *et al.*

Table 7. Von Bertalanffy growth parameters published for blue shark inhabiting in the North Pacific Ocean

Study	Sex	L_4	K	t_0	n	Remarks
Cailliet and Bedford (1983)	Male	295.3	0.175	-1.113	38	as TL
	Female	241.9	0.251	-0.795	88	
Tanaka (1984)	Male	308.2	0.094	-0.993	na	as PCL
	Female	256.1	0.116	-1.306	na	
Nakano (1994)	Male	289.7	0.129	-0.756	148	as PCL
	Female	243.3	0.144	-0.849	123	

Table 8. Von Bertalanffy growth parameters published for blue shark inhabiting in the North Atlantic Ocean

Study	Sex	L_4	K	t_0	n	Remarks
Aasen (1966)	combined	394	0.133	-0.801		in total length
Stevens (1975)	combined	423	0.110	-1.035	82	in total length

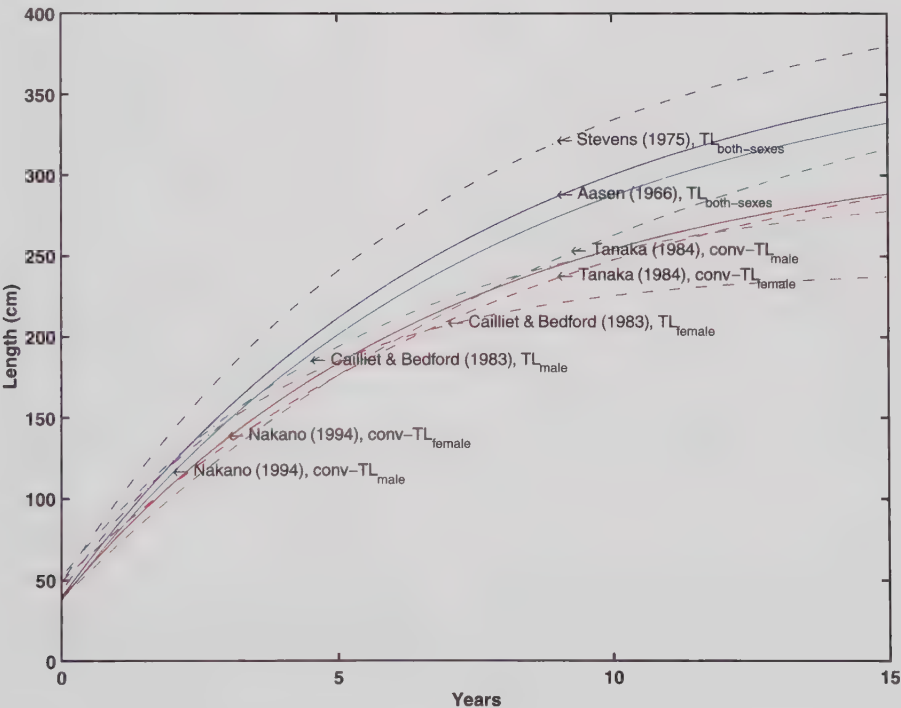


Fig. 4. Von Bertalanffy growth models for blue shark in total length (TL). [Note: growth models by Tanaka (1984) and Nakano (1994) originally developed in precaudal length (PL); function converted to TL with the relationship: TL=0.76PL+2.55 (McKinnell and Seki, 1998)].

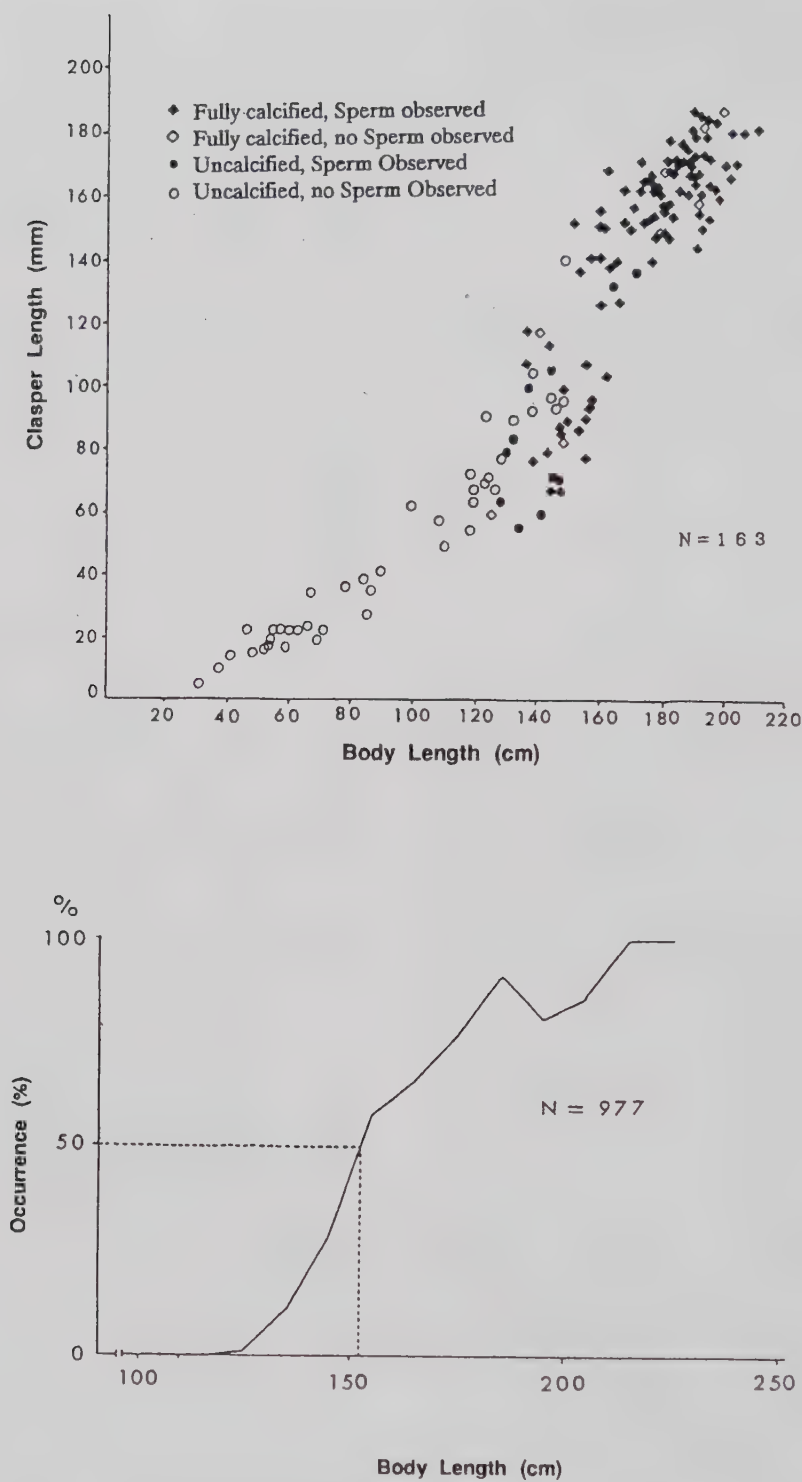


Fig. 5. Relationship between precaudal length and clasper length for blue shark caught in the North Pacific Ocean (top) and occurrence percent of males with sperm by 10cm interval of precaudal length (bottom) after Nakano (1994)

(1985) estimated that both sexes matured at about 150cm PL (199cm TL) from observations on the relative growth and calcification of the claspers and the presence of spermatophore for males, and the length frequency distribution of 203 pregnant females. Nakano (1994) corroborated prior conclusions with additional information and reported 153cm PL (203cm TL) as 50% maturity for males (Fig. 5) and 140-160cm PL (186-212cm TL) for females. Applying the age and growth model for Pacific blue sharks to the size at maturity suggests that the age of maturity should be 4-5 years old for males and 5-6 years old for females.

In the Atlantic Ocean, Bigelow and Schroeder (1948) reported that females with young were at least 7-8ft (213-244cm TL). In British waters, Stevens (1974) estimated the size at maturity for female blue shark to be around 180cm TL based on the smallest females with mating scars. Pratt (1979) reported maturity at 180cm and 145-185cm FL (220cm and 178-227cm TL) for 6 and 4-5 years old, males and females respectively, based on histological and anatomical observations of blue sharks caught in the Northwest Atlantic. Castro and Mejuto (1995) applied a non-linear functional relationship to the proportion of 419 pregnant females by size (170-260cm FL, 208-317cm in TL) in determining that 50% of females have embryos at 180cm FL (220cm TL).

In the Indian Ocean, Gubanov and Grigor'yev (1975) and Gubanov (1978) reported that blue shark do not reach maturity until at least 180cm in TL and 55kg in weight. In the equatorial Indian Ocean, the majority of pregnant females (around 80%) were more than 250cm and 70kg. The largest pregnant female was found to be 352cm and 210kg.

Comparing size at maturity of blue shark reported from the North Pacific and Atlantic Oceans, there does not seem to be significant differences between areas. Bigger size of mature females were reported from the Indian Ocean, it might be due to the different exploitation rate of stocks.

2.3.2 Mating and parturition season, and gestation period

Suda (1953) suggested that in the Northwestern Pacific, the blue shark mating season occurs between June and August based on observations of mating scars on females. In the same study conducted in southern, coastal waters of Japan, parturition was estimated to occur in December-April following a nine month gestation since no pregnant females are observed after May. Nakano *et al.* (1985) and Nakano (1994), however, reported the appearance of pregnant females all year round in the North Pacific Ocean and suggested parturition occurs in May-June following a 12 month gestation period based on analysis of length frequency distributions of embryos and new-born sharks (Fig. 6).

Tucker and Newnham (1957) summarized occurrences of blue shark breeding in the Atlantic Ocean off Europe, with two cases of breeding observed in May-July and the smallest free-living young captured in June-August. In the Western Atlantic, Backus (1957) also reported breeding in September-November. From observations of sex ratio, mating scars, and presence of spermatozoa in the oviducal gland of females, Pratt (1979) hypothesized a two year parturition cycle for blue sharks in New England waters. Female sharks arrive on the continental shelf off south New England at 4-5 years old in late May and early June and copulate with males 6 years and older and acquire mating scars. The following spring these females remain offshore and fertilize their eggs in May or June with stored sperm. Embryos reach full term in 9-12 months and parturition occurs in April-July.

Although mating appears to coincide with the spring to early summer season, blue shark parturition has been reported over a wide seasonal range from spring to fall suggesting considerable variability between areas or among individuals.

Pratt (1979) recorded sperm storage in both sexes. For females in particular, spermatozoa can persist in the oviducal gland for at least the

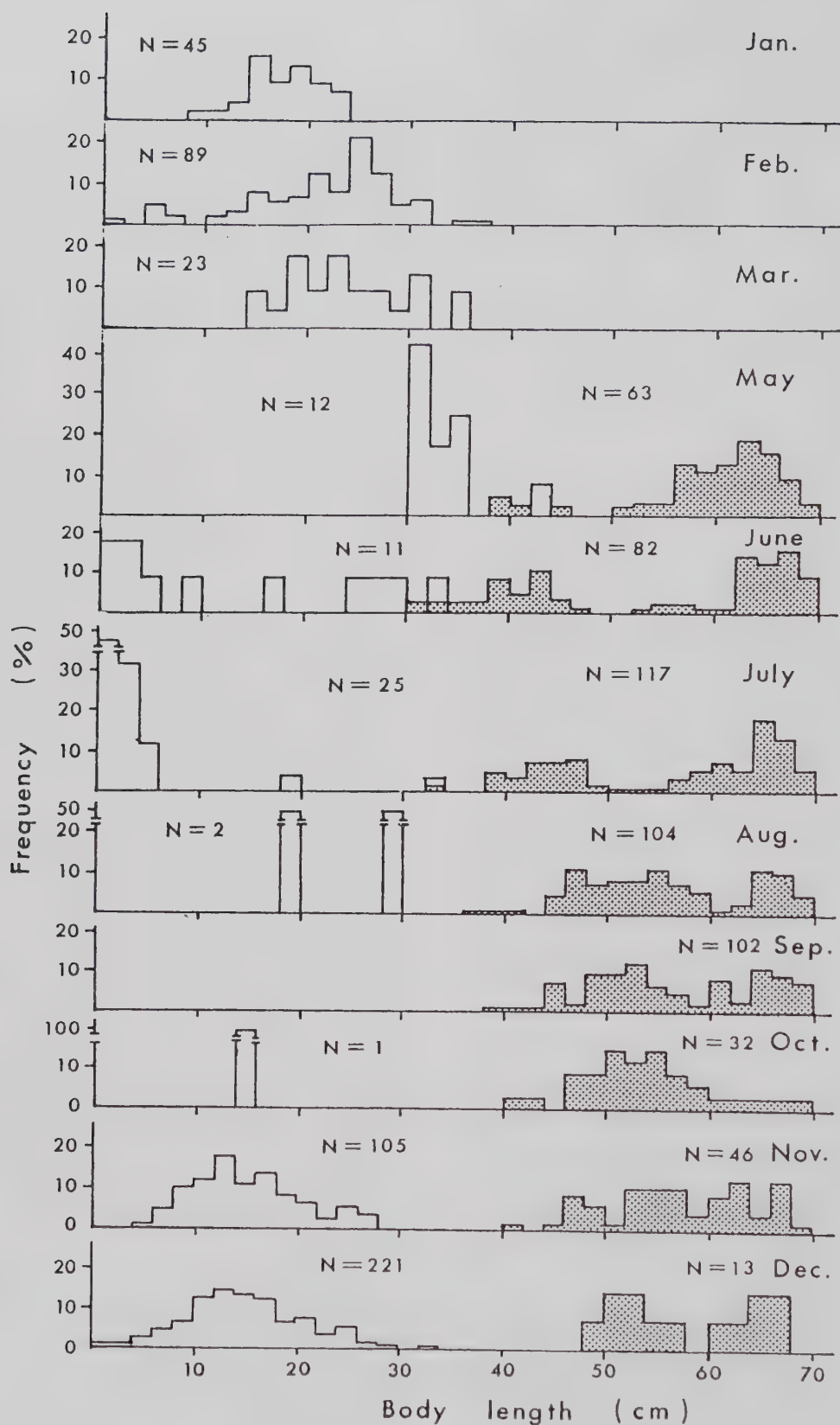


Fig. 6. Figure shows frequency distribution of precaudal length for blue shark embryo (white; monthly distribution of average embryo size by mother) and new-born shark (shadow) in the North Pacific Ocean. Both length frequencies overlapped in May to July. Overlapped length is considered size at birth of blue shark (Nakano 1994).

9-12 months of gestation and possibly 18-22 months in the case of delayed fertilization. Pratt and Tanaka (1994) examined the histological structure of male sperm storage in 14 species of Chondrichthyes; for the blue shark, they reported that males possess large quantities of spermatozeugmata in the robust ampulla during all seasons of the year.

2.3.3 Size at birth

The litter size of blue shark for the various oceans has been reported in several studies and is summarized in Table 9. Suda (1953) reported a maximum embryo size of 30 to 35cm PL (42 to 48cm TL) during December-April and small free-swimming young ranged of 50 to 70cm PL (68 to 94cm TL) in December-February from the Western Pacific Ocean. Strasburg (1958) observed the largest embryos ranging from 34 to 48cm TL in the area of 24-35°N in latitude. in the central Pacific during February; the smallest free-swimming shark caught by longline was 1.5 feet in length (46cm TL) and the maximum embryos observed were near full term. In the transitional-subarctic North Pacific, Nakano (1994) observed that the length frequency of embryos and newborn young overlapped in the 30-43cm PL (42-59cm TL) range and corroborated the size of birth reported by Suda (1953). (see Fig. 6 in section 2.3.2).

In the other areas of the world, the largest embryo measured by Bigelow and Schroeder

(1948) from the Northwestern Atlantic Ocean was 35-45cm TL and the smallest free swimming shark measured 54-91cm TL. Tucker and Newnham (1957) reported a birth size of 35-60 cm TL and a free swimming size of 62-94cm TL in European waters. Pratt (1979) observed full term embryos ranging from 37.1-46.6cm FL (47-58cm TL) during June-July in the Northwestern Atlantic Ocean and estimated size at birth between 35 and 44cm FL (44 and 55cm TL). Although Castro and Mejuto (1995) reported embryo sizes of 3 to 35cm FL (5-44cm TL) in the equatorial eastern Atlantic, no size at birth was estimated.

From the equatorial Indian Ocean, Gubanov and Grigor'yev (1975) observed embryonic growth from 5-15cm TL in February to 8.5-35cm TL in July. No full term embryos, however, were found and they considered parturition to possibly occur outside of the sampled area.

2.3.4 Litter size and sex ratio of embryos

The blue shark has relatively high fecundity among Carcharhiniformes. In the Pacific Ocean, Suda (1953) reported a litter size of 30 embryos on average from the investigation of 47 pregnant females. Strasburg (1958) observed 4-38 embryos in a litter. Based on 189 pregnant females from the northern North Pacific, Nakano *et al.* (1985) recorded an average litter size of 25.7 (range 1-59). Nakano (1994) updated this information on the basis of 600 pregnant

Table 9. Litter size of blue sharks reported from different areas

Area	Range	Average	Max	females examined	Study
NW Pacific		30		47	Suda (1953)
NE Pacific	4-38		38		Strasburg (1958)
Northern Pacific	1-62	27.6	62	600	Nakano (1994)
Southeast Pacific (Sydney area)	4-57	32		17	Stevens (1984)
Southeast Pacific (New Caledonia area)	11-75	43	75	29	Stevens (unpublished)
NW Atlantic	28-54	41	54	2	Bigelow & Schroeder (1948)
NW Atlantic			82	13	Pratt (1979)
European waters	14-63	36.6	63	11	Tucker and Newnham (1957)
Equatorial East Atlantic	4-75	37	75	128	Castro and Mejuto (1995)
Equatorial Indian Ocean	13-135	56	135		Gubanov & Grigor'yev (1975)

females, recording an average litter size of 25.6 (range 1-62).

In the Mediterranean, Bigelow and Schroeder (1948) reported litter sizes of 28 and 54, Tucker and Newnham (1957) reported litter sizes of 14 to 63 in British seas, and Pratt (1979) found as many as 82 embryos in a single female taken in the Northwestern Atlantic Ocean. Castro and Mejuto (1995) found an average of 37 embryos per litter (range 4-75) in 128 pregnant females examined from the equatorial eastern Atlantic Ocean. They also noted a difference in the number of embryos in each uterus; averaging 14.9 in the left and 22.1 in the right. Gubanov and Grigor'yev (1975) reported the largest litter size with 135 embryos in a single female from the equatorial Indian Ocean; litter sizes averaged 56 pups.

Increased fecundity with increased mother size were described by Nakano (1994) and Castro and Mejuto (1995) from the North Pacific and the equatorial Eastern Atlantic Ocean, respectively. Both regressions between mother and litter size obtained for the areas were statistically significant (Table 10).

The sex ratios of embryos have been described in several studies. Suda (1953) found that the sex ratios of embryos from 51 individual pregnant females caught in the Northwestern Pacific ranged from 20-75% (proportion of females per litter), but the average was almost 1: 1. Nakano (1994) examined the null hypothesis of an equal sex ratio in litters of 114 pregnant females from the North Pacific Ocean and only two cases were statistically rejected. The null hypothesis of an equal sex ratio also could not be rejected in a pooled sample of 2,963 embryos (Nakano, 1994).

In the Mediterranean, Tucker and Newnham (1957) reported a sex ratio of unity with the exception of one case (26 males, 37 females) among

four pregnant females. Stevens and McLoughlin (1991), however, noted a male dominant sex ratio in litters off New South Wales (60% male, P^2 test, $p<0.001$). Castro and Mejuto (1995) reported equal sex ratio (P^2 test, $p<0.001$) among 62 litters of females caught in the equatorial Eastern Atlantic. Gubanov and Grigor'yev (1975) reported the sex ratio among embryos in 6 pregnant females from the equatorial Indian Ocean on average is close to unity. The sex ratio of all embryos combined was 180: 189 (female: male).

2.3.5 Abnormal embryonic development

Abnormal embryonic development in the form of stunted embryos were found in the uterus of a blue shark in the Northwestern Atlantic Ocean (Pratt, 1979), a phenomenon also observed quite frequently by the senior author in the Pacific Ocean. Four specimens, dicephalous, duplicitas anterior, duplicitas symmetros, conjoined twins, were reported from the waters adjacent to the Sea of Japan (Goto *et al.*, 1981).

2.4 Distribution and migration

2.4.1 Geographical distribution

The blue shark is an oceanic, epipelagic elasmobranch with a circumglobal distribution in temperate and tropical waters of all oceans (Parin, 1970; Compagno, 1984) (Fig. 7). In the North Pacific, blue sharks are found from the equator to waters north of 57°N in the Gulf of Alaska during summer (Strasburg, 1958; Neave and Hanavan, 1960). The species is frequently caught by pelagic fisheries and is the dominant elasmobranch taken by tuna longline and driftnet fisheries, but is replaced by the oceanic whitetip shark (*Carcharhinus longimanus*) or other sharks in the tropical region, i.e., from the equator to

Table 10. Relationship between litter size and length of mother for the blue shark

Study	Relationship	r	n
Nakano (1994)	Litter = -3.349 + 0.179 PL	0.299	599
Castro and Mejuto (1995)	Litter = -91.97 + 0.6052 FL	0.806	128

20°N (Strasburg, 1958; Sivasubramaniam, 1963; Nakano, 1994; McKinnell and Seki, 1998). Hence, the relative abundance of blue shark is generally lowest in equatorial waters and increases with latitude (Fig. 8) (Strasburg, 1958; Sivasubramaniam, 1963; Nakano, 1994). As an oceanic species, blue shark catches also reportedly increase with distance from land not only in the Pacific but in the Atlantic and Indian

Oceans as well (Strasburg, 1958; Gubanov and Grigor'yev, 1975; Hazin *et al.*, 1990).

In the North Atlantic Ocean, the blue shark is found from the equator to the shelf waters off New England, Cape Hatteras and Grand Newfoundland Banks and off England and Norway on the European side during summer (Aasen, 1966; Stevens, 1974, 1976; Pratt, 1979; Draganik and Pelczarski, 1984). Blue sharks

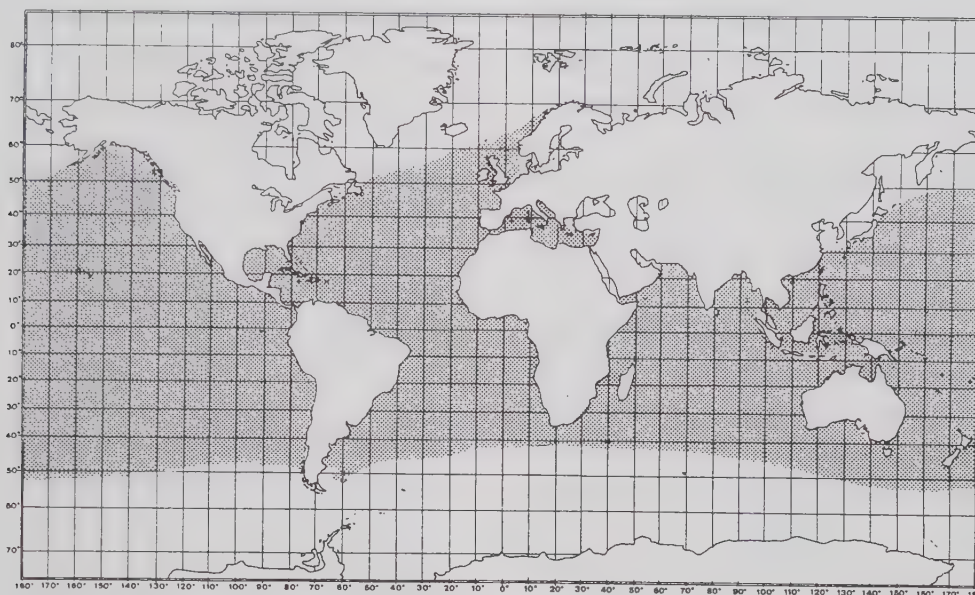


Fig. 7. Geographical map of blue shark distribution (Compagno, 1984)

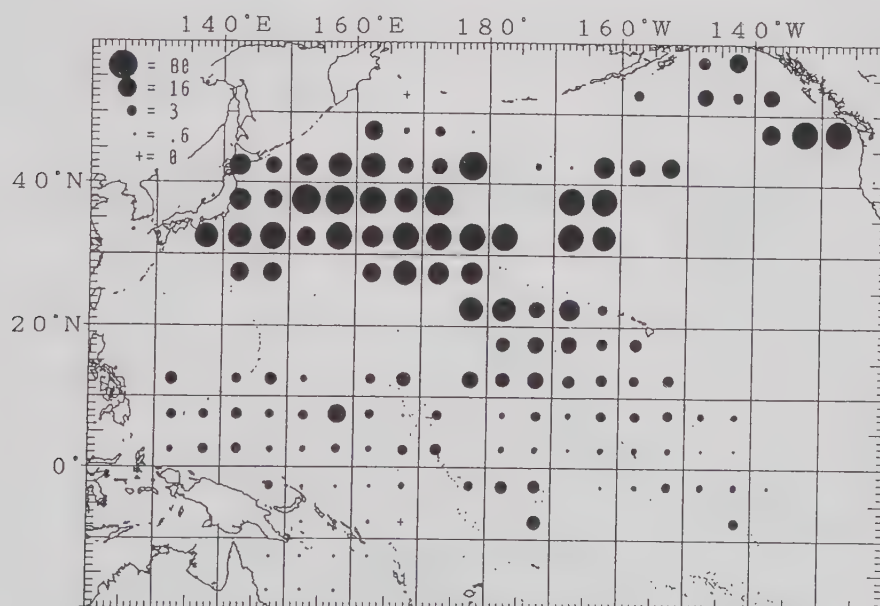


Fig. 8. Relative abundance of blue shark is expressed number of shark caught by 1,000 hooks in the North Pacific Ocean observed by Japanese longline research cruise (Nakano, 1994)

also inhabit the Mediterranean Sea (Tucker and Newnham, 1957; De Metrio *et al.*, 1984). Seasonal changes in catch per unit effort (CPUE) are observed in the southwestern equatorial Atlantic (off north Brazil) where catches are high in the southern hemisphere winter and spring and low in summer (Hazin *et al.*, 1990, 1994).

Intra and interspecific association were examined by Rey and Muñoz-Chapuli (1992) using the records of species catch by basket of longline gear from the tropical eastern Atlantic. The frequency distribution of catches along the longline was well explained by the negative binomial distribution, pointing to a clear tendency for intraspecific grouping. An interspecific association for blue sharks was also observed with silky (*Carcharhinus falciformis*) and shortfin mako shark (*Isurus oxyrinchus*) but a negative relationship was identified with the bigeye thresher shark (*Alopias superciliosus*).

The limited information on the distribution of blue shark in the tropical Indian Ocean is gleaned from longline catches (Gubanov and Grigor'yev, 1975). Blue sharks decrease in the proportion of longline catch from 46.6% in the west (from the east coast of Africa to 60°E) to 7-23% of the east (from 90°E to the territorial waters of Indonesia and India). A seasonal change of the proportion catch was observed in the eastern region, i. e., 15.6% in February-April and 23-7% in June-September.

The Blue shark is the most successful elasmobranch in pelagic waters and frequently the major by-catch species in fisheries operating on the high seas. Occupation of the pelagic niche in the temperate waters may be one of the key components of its domination in the pelagic ecosystem.

2.4.2 Distribution by depth

Strasburg (1958) compared hook rates of blue sharks in grouped branch lines by three depth bins, i. e., shallow 160-280ft (49-85m), intermediate 280-430ft (85-131m), deep 370-500ft (113-152m). Hook rates increased in shallower waters north of 30°N, while no evidence of a depth effect between the equator and 30°N was found. Similarly, Nakano *et al.* (1997) found no difference in blue shark catch rates by hook depth (80-280m) on three research cruises conducted in the equatorial area and northeast of Hawaii (Fig. 9). In contrast, Sivasubramaniam (1963) reported higher hook rates in deeper waters (hook depth between 50-150m) of the Atlantic, Pacific, and Indian Oceans, but the exact areas fished were not reported. Hazin *et al.* (1994) examined blue shark catch by depth and sex in the equatorial western Atlantic. Although both sexes were caught in all ranges of hook depth (87-206m), males were taken on deeper hooks (90-180m) than females (130-165m). In the tropical Indian Ocean, blue shark catch at depth var-

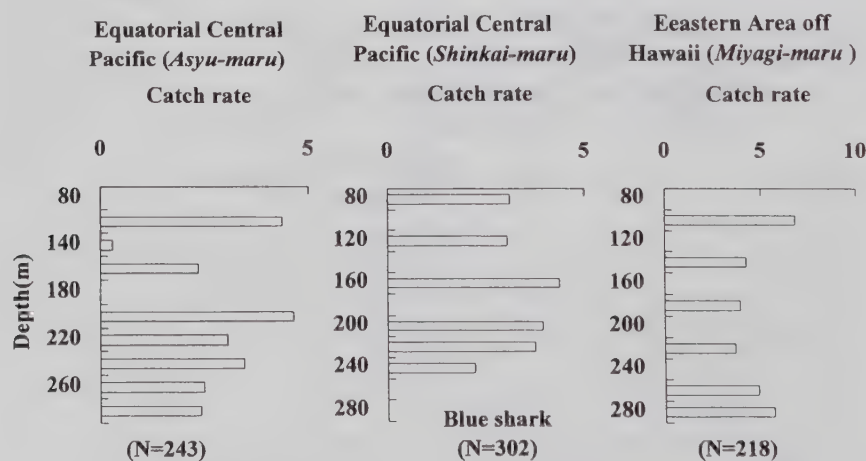


Fig. 9. Relative abundance of blue shark (number of sharks caught per 1,000 hooks of longline gear) by depth and area observed in the Pacific Ocean are shown in the figure (Nakano *et al.*, 1997)

ied zonally across the ocean (Gubanov and Grigor'yev, 1975). The maximum number of blue sharks (35.5%) was caught on hooks lowered to a depth of 130-140m in the western part of the equatorial Indian Ocean. In the central part of the equatorial Indian Ocean, the highest catches occurred at depth between 80-130m (around 20%) and 220m (30%) and to the east, catches were maximized around 170-180m (>25%).

Blue shark is distributed over a relatively wide range of water depths, but it tends to occur shallower in temperate waters and to concentrate deeper in the tropics. Varying vertical distribution patterns might be explained with shark size, sex, water temperature, or geographical area; however further study is needed to investigate the influence of these factors on the blue shark occupation of the water column.

2.4.3 Water temperature preference

Several studies have examined the relationship between blue shark catch and seawater temperature using longline catch data and oceanographic observations. In the Pacific, Strasburg (1958) reported 99% of blue sharks

were caught in the water temperature range of 45 to 69°F (5.6 to 18.9°C) and 86% were in or below the thermocline in waters north of 25°N in latitude. The depth of the highest catches also became shallower following the shoaling of the thermocline to the north. In the eastern side of the North Atlantic, Draganik and Pelczarski (1984) observed maximum catches at depths of 18 to 40m with sea surface temperatures (SST) 24-25°C, and 16-20°C at a depth of 75m. Temperatures at depth of capture were reported for blue sharks in the tropical Indian Ocean by Gubanov and Grigor'yev (1975). In the western Indian Ocean, water temperatures at the 130-140m capture depths measured 14-15°C, in the central region largest catches occurred between 80-130m (around 20%) and 220m (30%) with corresponding temperatures of 19-25°C and 12-13°C, respectively and to the east, sharks were taken at 170-180m in water 12.5-15.5°C. In the North Pacific, Nakano (1994) reported that blue sharks were caught in the SST range of 10-25°C and 10-22°C by salmon research and large mesh driftnet gears, and that most catches were made at SSTs 16-18°C and 14-17°C respectively (Fig. 10). The driftnet gear typically fishes within 10m of the surface.

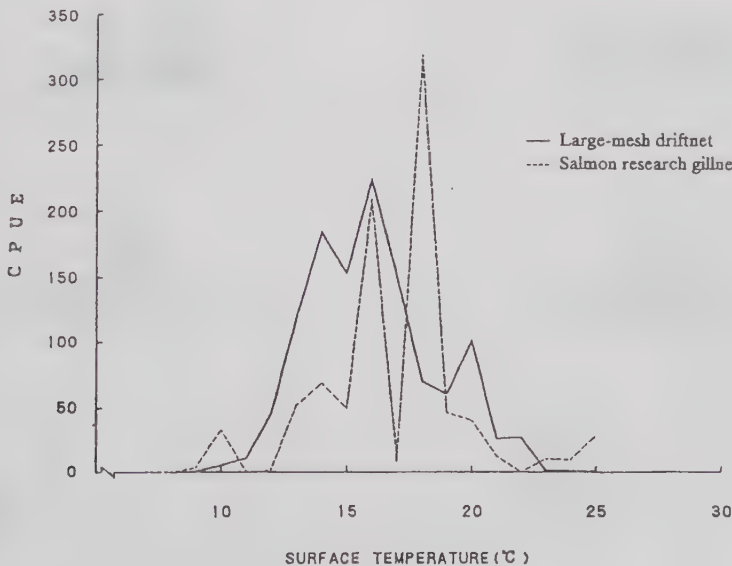


Fig. 10. Water temperature preference of blue shark is expressed as relative abundance (number of sharks caught per 100 tan of net units) by sea surface temperature observed by large-mesh driftnet and salmon research gillnet in the northern Pacific Ocean (Nakano, 1994)

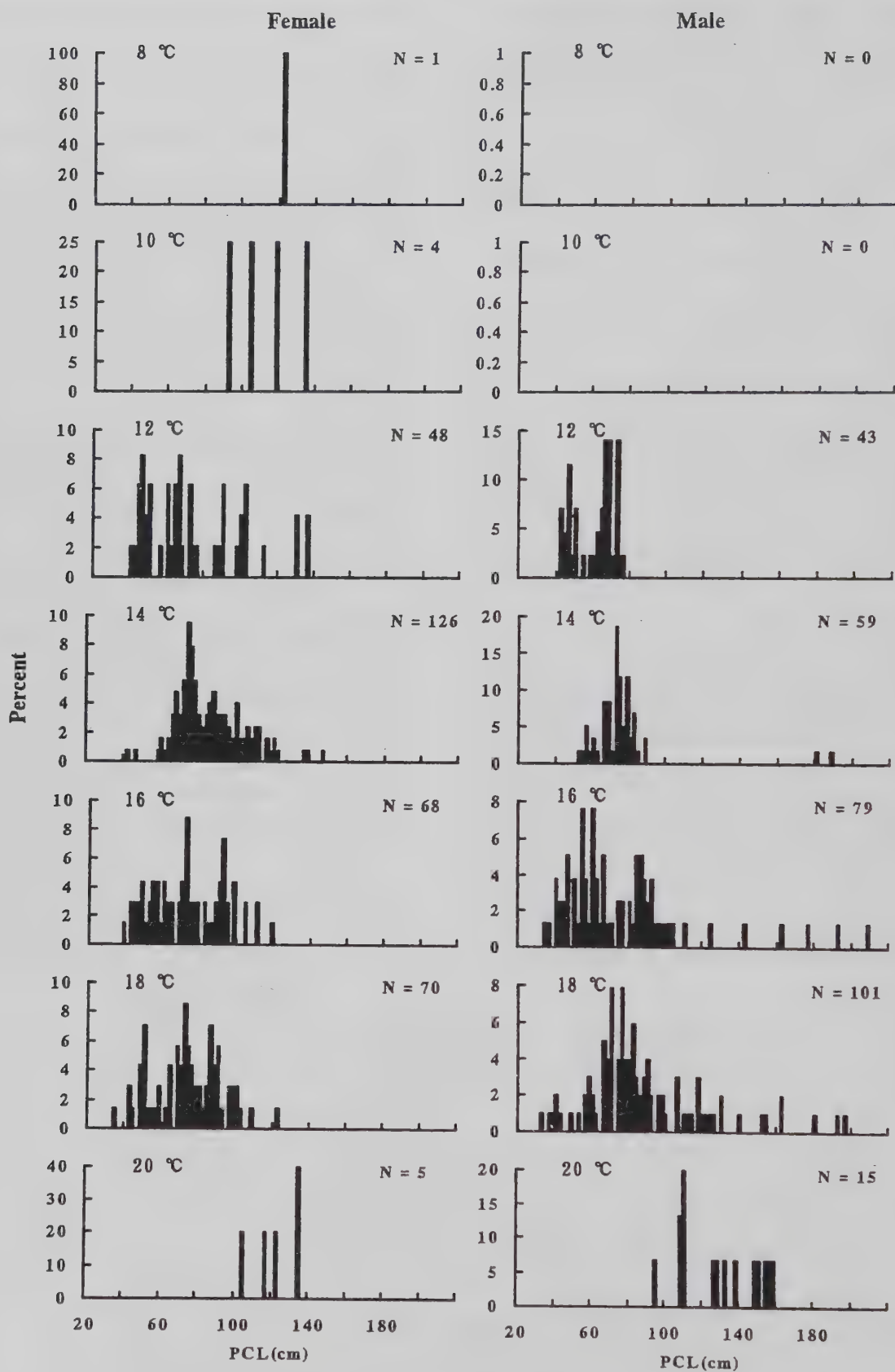


Fig. 11. Water temperature preference of blue shark by sex and size are expressed as relative abundance (number of shark caught per 100 tan of net units) observed by salmon research gillnets (Nakano and Nagasawa, 1996)

The range of water temperatures has also been assessed during acoustic tracking of blue sharks. Sciarrotta and Nelson (1977) reported that the occurrence of blue sharks off California is limited by the narrow temperature range of 8.5-17.5°C and that sharks spend 73% of tracking time in waters 14-16°C. Carey and Scharold (1990) observed blue sharks to frequently make vertical excursions between a minimum temperature of 7°C and a SST of 26°C.

Catches of blue shark with respect to water temperature, size, and sex were described by Nakano and Nagasawa (1996) from research surveys using surface salmon driftnet gear in the northern North Pacific (Fig. 11). Female blue sharks were caught at 8-21°C and males at 12-21°C. Young sharks smaller than 50cm PL (68cm TL) of both sexes were caught at 12-19°C. Large females tend to occur in cooler waters than males. Females over 90cm PL (120cm TL) were caught in a wider range of 8-21°C, while males were captured in warmer waters at 14-21°C. Hazin *et al.* (1994) examined the vertical distribution of blue sharks by sex and temperature in the equatorial western Atlantic. In February-July, female CPUE was highest in 130-165m depth at temperatures 13.8-20.4°C, while males were caught mainly at about 165-180m deep and 12.9-17.1°C. Males were caught from 90-180m at 15-28°C in July-December. Water temperature preference by size and sex appears to play a significant role in determining the differences in catch and distribution observed by researchers in different areas.

2.4.4 Segregation by sex and size

Segregation by sex and size is commonly exhibited by elasmobranchs (Springer, 1970). Using longline catches, Suda (1953) reported several patterns of segregation among blue sharks in the western North Pacific. These include an increase in size of sharks in the southern tropics-subtropics, occurrence of smaller sharks (<100cm PL (134cm TL)) in waters to the north of 30°N in latitude near Japan, less occurrence of females in September-November (oceanographic summer) around 30-40°N in

latitude and March-May between 20 and 30°N in latitude, and a dominance of females during summer near 0-10°N in latitude. Strasburg (1958) also examined segregation by sex and size of longline caught blue sharks but focused on the relationship between unisexual and mixed catches. He concluded (1) that if both unisexual and mixed catch represented schools then unisexual schools were derived from mixed schools by a behavioral size-sorting mechanism and (2) that the average length of mixed schools are smaller than unisexual schools, mixed schools decrease in average length to the north, and male schools appear farther south than female schools. Limitations in geographic coverage of both Suda and Strasburg's datasets, however, preclude a comprehensive assessment of the distribution by sex and size of North Pacific blue sharks. Using data collected by research vessels employing four fishing gear types, i. e., salmon research driftnet, large mesh driftnet, shark and tuna longline gear, Nakano (1994) developed a general model describing the sex-specific distribution including a biological interpretation of male and female blue sharks in the North Pacific (Fig. 12). A band (35-45°N) in the North Pacific Transition Zone (NPTZ) was identified as the primary region of parturition for blue sharks and a slightly wider band as the nursery area for 50-100cm PL (68-134cm TL) sharks. The distribution of subadult females, 100-150cm PL (134-199cm TL), reportedly extends north of the parturition grounds into the Gulf of Alaska, while subadult males, 100-150cm PL (134-199cm TL), occupied waters south of the parturition grounds. Nakano and Nagasawa (1996) further reported that the blue shark nursery ground complements that of salmon shark (*Lamna ditropis*) with some overlapping of distributions. Segregation of adult males and females in the subtropics and tropics has yet to be determined.

In other areas of the North Pacific, Harvey (1989) observed female dominance in Monterey Bay, California and noted that all females captured were reproductively immature. Taniuchi

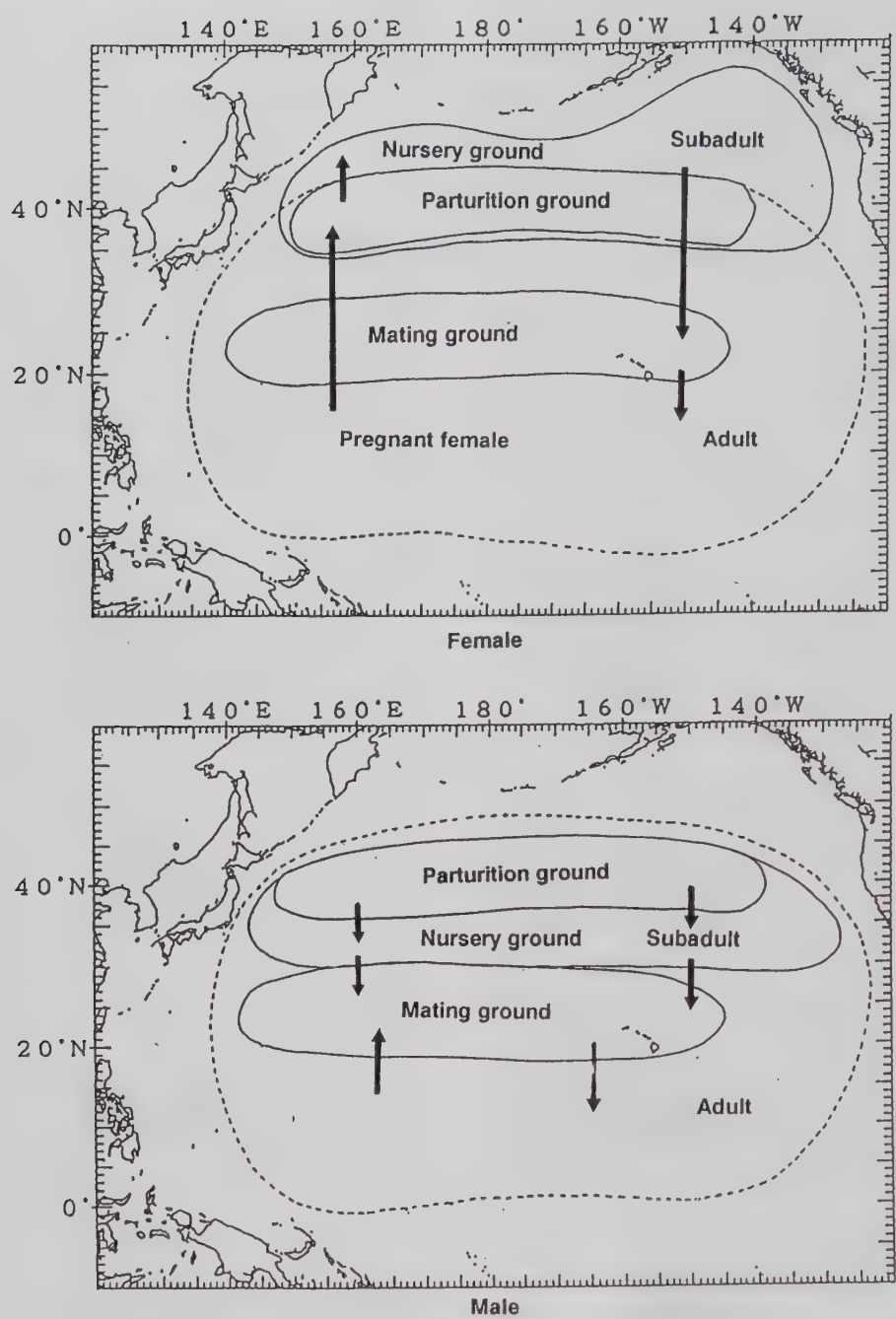


Fig. 12. Schematic blue shark migration model by sex proposed by Nakano (1994)

(1995) reported male dominance in the East China Sea and Okinawa waters, where males larger than 50kg appeared in the former area and rather small males modally 30kg in weight occupied the latter area. McKinnell and Seki (1998) examined blue shark catches from the high seas squid driftnet fishery in the NPTZ and the experimental fishery off west coast of North America and reported that blue sharks

caught in the driftnet fishery consisted mainly of smaller sharks (<100cm PL) and found no significant difference in the sex ratio and size between sex; sharks caught by the experimental fishery were larger. Males were dominant in international waters while females were dominant in waters farther north into the Gulf of Alaska and in coastal waters. Observations from the two fisheries were consistent with

Nakano's model.

In the Atlantic, Bigelow and Schroeder (1948) reported male dominance in waters off the northeastern U.S. and Canada in summer. Similarly, Pratt (1979) also reported the absence of mature females in the area of the northeastern U.S. in summer, although immature and subadult sharks exhibited a sex ratio about unity. Across the ocean basin, female dominance was reported in British waters where males composed only 6 % of the catch and all were considered reproductively immature (Stevens, 1976) and in the English channel where only 1 of 73 captured sharks was male (Vas, 1990). In the eastern Atlantic along the continental shelf from the equator to 40°N, Draganik and Pelczarski (1984) reported dominance of males and sex ratios (female: male) of approximately 1: 3 to the south of 20°N in latitude and 1: 10 to the north of 20°N in latitude.

In the equatorial eastern Atlantic, Castro and Mejuto (1995) used the size distribution by sex and area as evidence that males are slightly more numerous and significantly larger than their female counterparts. A sex ratio shift by size class (females) begins around 50% for the smaller sizes and increases gradually up to 185cm FL (227cm TL), and then decreases in larger sizes. In the equatorial western Atlantic off northern Brazil, males dominate all year round except March (Hazin *et al.*, 1994). Male's ratios were especially high during September-December (89-98%).

In the equatorial Indian Ocean, Gubanov and Grigor'yev (1975) reported male dominant sex ratios in the western part for 68.6%, in the area of Maldives Islands for 96%, and in the eastern part for 87.2%. The greatest sex ratio of female was found at 47.1% in the region of the Mascarene ridge. For the entire Indian Ocean region studied, females accounted for only 26.1%.

Around Tasmania Island, Australia, longline caught blue sharks ranged from 30-312cm FL, with the mode for both sexes at 80-90cm FL (Stevens, 1992). The sex ratio was dominated by females (65%), although there were proportion-

ately more males above 200cm FL (44% female). Larger sharks were caught further north in relatively low latitudes (Fig. 13). Between 15-34°S in latitude, sharks ranged in length from 120 to 310cm FL, with the mode at 200-210cm FL and 68% of sharks greater than 200cm FL. In contrast, the modal shark length was 80-90cm FL between 35-39°S in latitude with only 1 % of sharks greater than 200cm FL. Females were more abundant in the catches from southern waters where the sex ratio were 56% female in

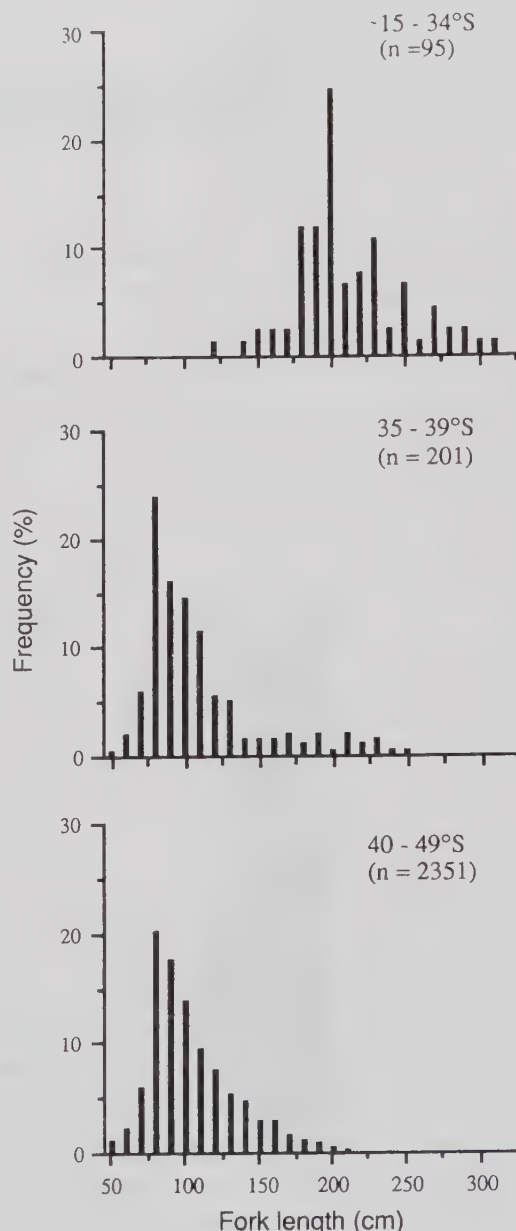


Fig. 13. Size composition of blue shark by latitude caught by Japanese longline fishery off south-eastern Australia (Stevens, 1992)

the area 15-39°S in latitude and 66% female in the area 40-49°S in latitude.

As explained by Nakano's migration model, segregation by size is observed by latitude. Smaller sharks occur in cold water at temperate and sub-arctic area. Larger sharks appear in warm waters at tropical area. Segregation by sex is clearly recognized at nursery ground in temperate and sub-arctic area where immature females are dominant. Segregation by sex is also observed in tropical waters, however the general segregation pattern is not known.

2.4.5 Migration and movement

A large scale north-south movement is well documented for blue sharks in the North Pacific (Strasburg, 1958; Neave and Hanavan, 1960; Mishima, 1981; Nakano, 1994; Nakano and Nagasawa, 1996). From observations of even sex ratios, minimum embryo, uterine eggs, and occurrence of mating scars as evidence, it is believed that mating in blue sharks occurs during the summer (peaking in July) in the area of 20-30°N in latitude. (Suda, 1953). Pregnant females then move north and give birth early the ensuing summer near 35-45°N in the NPTZ. The young-of-the-year (YOY), sharks 50-100cm PL (68-134cm TL), occupy and feed in the same region but over a slightly wider latitudinal band than the nursery area. Subadult females, 100-150cm PL (134-199cm TL), reportedly occupy the nursery grounds and the region immediately to the north including the Gulf of Alaska. Alternatively, subadult males 100-150cm PL (134-199cm TL), extend their distribution to the south of the area of parturition. Upon maturity, blue sharks migrate south to the subtropics and tropics and join the reproductively active population. Blue sharks generally stay in the northern transitional-subarctic water for five to six years prior to reaching maturity (Mishima *et al.*, 1981; Nakano, 1994; Nakano and Nagasawa, 1996) (Fig. 14). A general blue shark migration model for the North Pacific incorporating CPUE distribution by size and sex was also developed (see Fig. 12 in section 2.4.4).

In the Northeast Atlantic, tag-recapture information indicates a seasonal migration of blue sharks between 30-50°N latitudes (Stevens, 1976) (Fig. 15). Higher return rates from small sharks (modal length 100-110cm TL) suggest that younger sharks remain within a relatively confined area and do not make the more extensive north-south migration undertaken by larger sharks. An initial southward movement of larger females at the beginning of the season is followed by a movement of smaller sharks, including more males, around the end of July or beginning of August (Clarke and Stevens, 1974). Two transatlantic and the furthest three long-distance recaptures suggest that some sharks travel right around the north Atlantic gyre which could provide some interchange between blue sharks in the eastern and western Atlantic (Stevens, 1976).

From these movement models, patterns of north-south migration, gender and ontogenetic differences, and possibly transoceanic migration have emerged. Evidence for east-west movement and migration among adult sharks in the tropics has yet to be obtained. A complete understanding of blue shark migration will require further study on the distribution of adults in the tropical and subtropical regions of the world's oceans.

2.4.6 Diel behavior

Diel swimming behaviors of the blue shark were observed using acoustic telemetry near Santa Catalina Island, California and off the Northeast USA by Sciarrotta and Nelson (1977), Carey and Scharold (1990), respectively. The studies reveal a clear day-night difference in swimming patterns, with the largest vertical oscillations and deepest dives occurring during the day and smaller vertical excursions occurring in the region of the thermocline at night. The shoreward movements shown in Fig. 16 were observed in nighttime seasonally between late March and early June off California (Sciarrotta and Nelson, 1977). The sharks occupied a depth range of 18-42m for 92% of the time and appeared to equal or exceed 100m in only

3.9% of the observations. Vertical excursions were undertaken more frequently at night moving through a depth range of 0-110 m. Alternatively off the northeast USA coast, sharks took a rather steady course and made frequent vertical excursions during the day through

depths ranging from 0 to 600m depth (Fig. 17, the figure cited does not include the individual which recorded the maximum depth) (Carey and Scharold, 1990). At night, shark oscillations were smaller in amplitude and confined to the depths near the thermocline. These activity

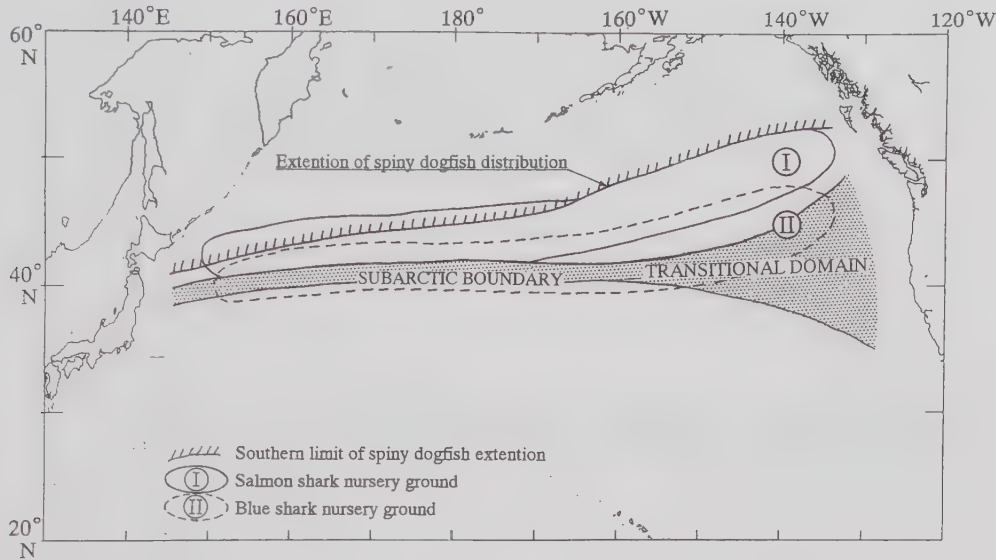


Fig. 14. Schematic map of blue shark nursery area and relation with other species presented by Nakano and Nagasawa (1996)

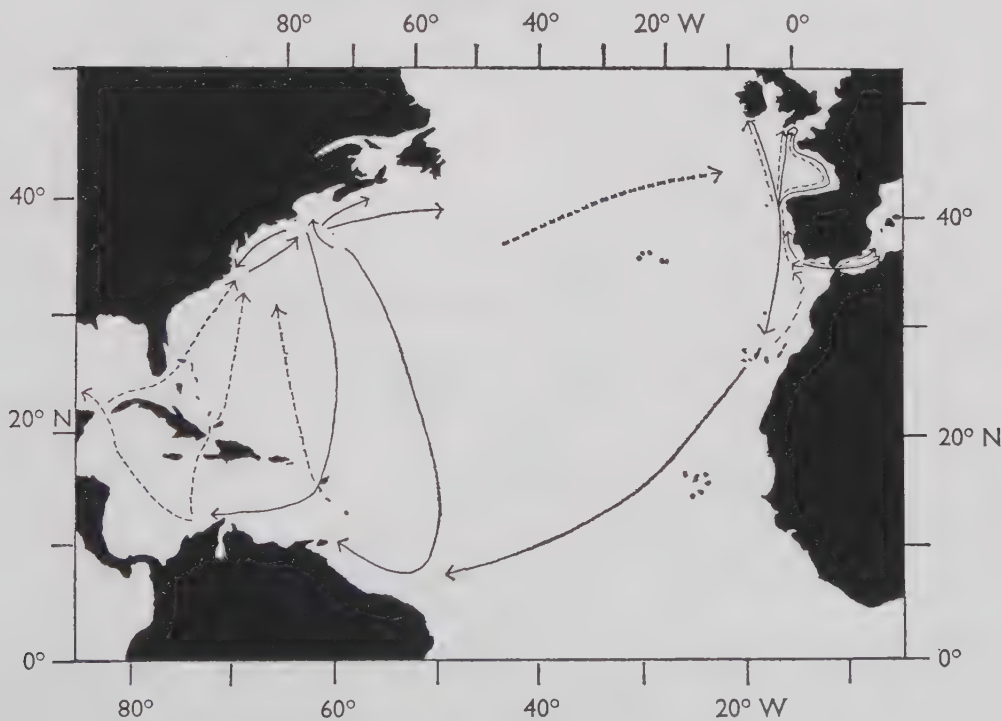


Fig. 15. Blue shark migration model in the North Atlantic Ocean suggested by tag-recapture data (Stevens, 1976)

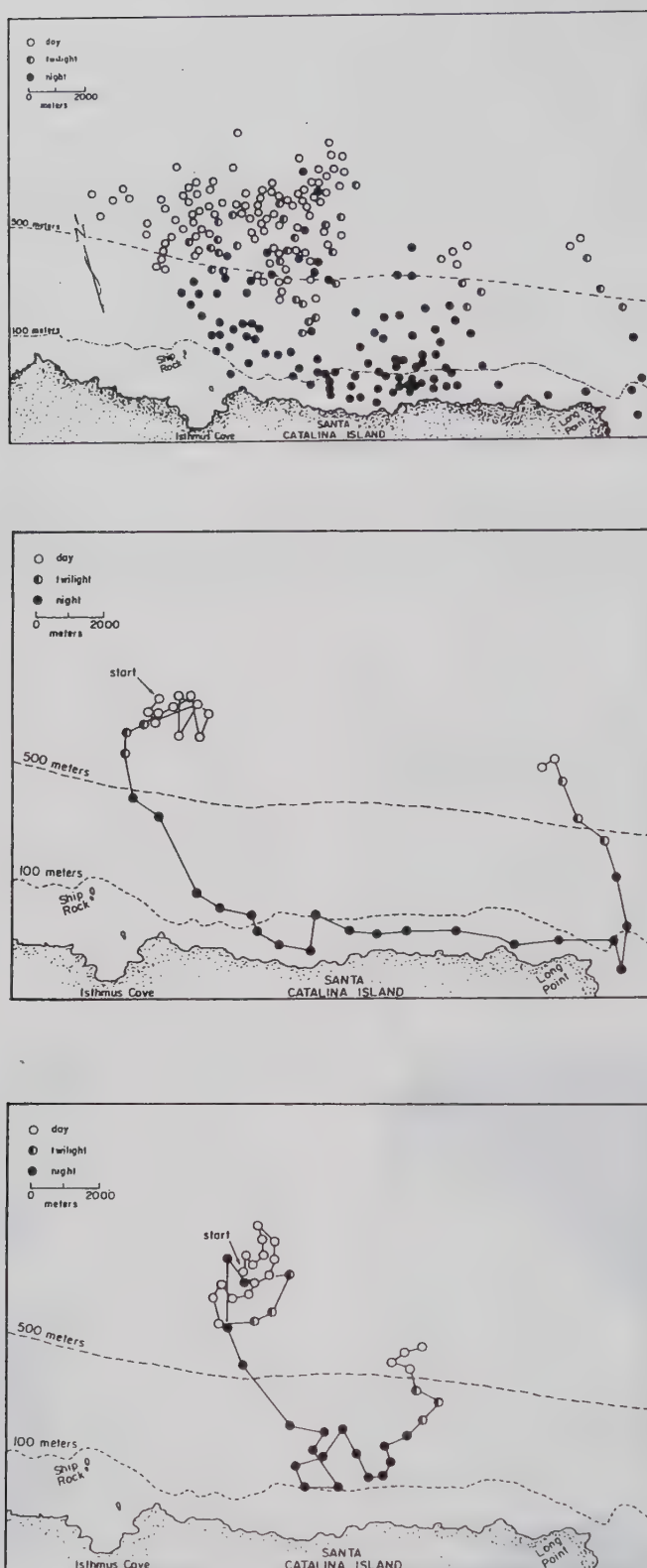


Fig. 16. Night shoreward movement of blue shark were observed and reported by Sciarrotta and Nelson (1977). Positions of seven blue sharks tracked from late March through early June 1972. White and black circles indicate position at day and night time respectively and all day positions are offshore, while the majority of night positions are near shore (top). Two individual tracking of blue shark at approximately 0.5-h intervals were shown middle and bottom figures. Both individuals revealed inshore movement at night time (black dots).

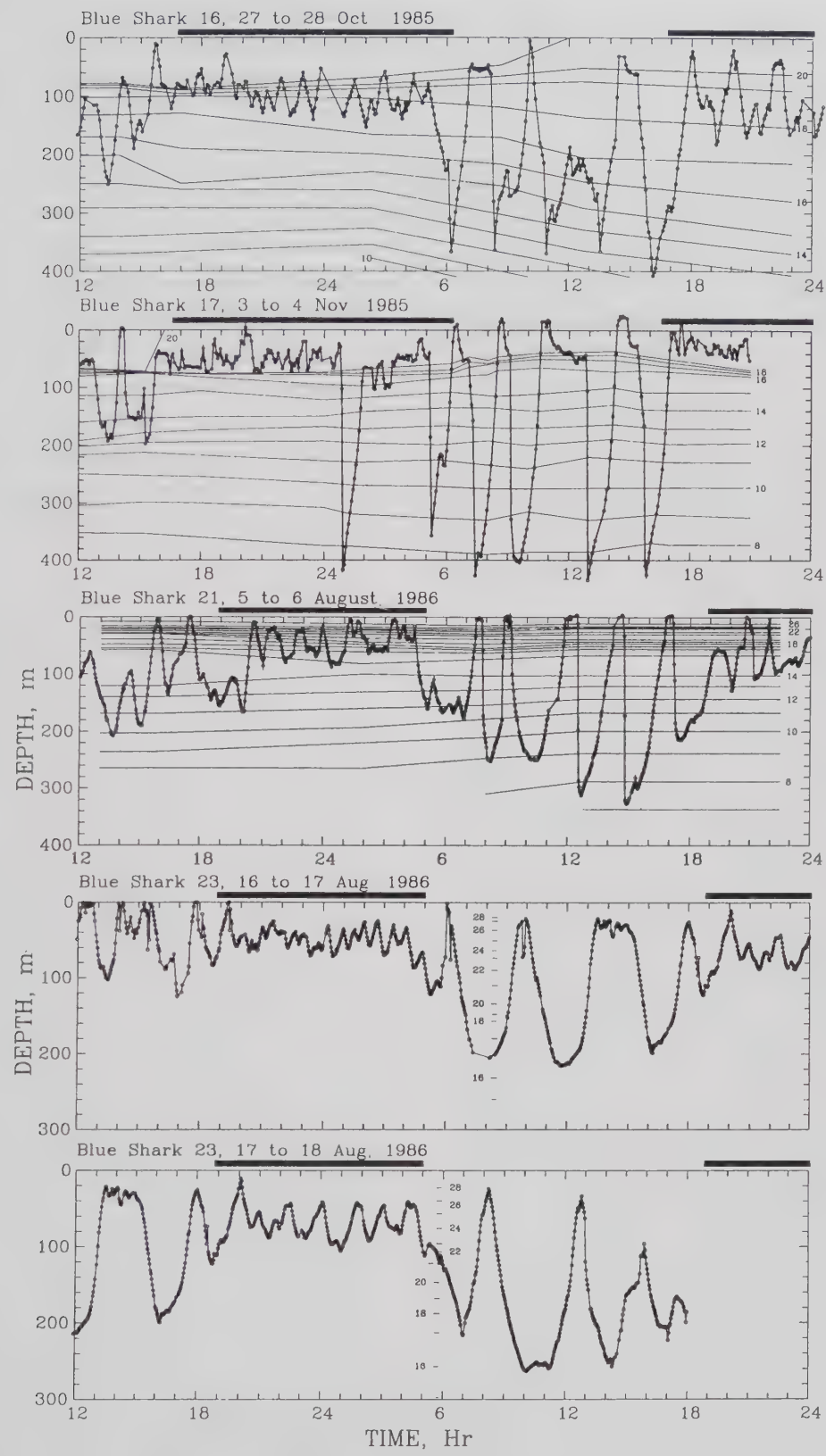


Fig. 17. Swimming depth observed by acoustic telemetry for five individual sharks in the Atlantic Ocean (Carey and Scharold, 1990), the horizontal axis is time. The light horizontal lines are 1°C isotherms, the black horizontal bar indicates night. The sharks swam in or near the thermocline at night and made large excursions between the surface and depths of several hundred meters during the day, experiencing sharp temperature changes as they moved through the thermocline.

patterns were observed during August–November and March but not June through July suggesting seasonal changes in diving patterns.

The mean swimming speed for sharks off California was 1.3 km/h during the day and 2.8 km/h for night (Sciarrotta and Nelson, 1977). The highest mean speeds occurred at relatively great depth, 4.8 km/h at 69m, while the lowest speeds occurred at much shallower depths, 0.5km/h at 20m. Off the northeast USA, swimming speeds were recorded in the range of 30–48cm/s (1.08–1.73km/h) (Carey and Scharold, 1990). Like other sharks, blue sharks utilize the ambient electric and magnetic fields for orientation (Carey and Scharold, 1990).

2.5 Trophic relationships

2.5.1 Feeding

Despite being amongst the most common large fishes in pelagic and coastal water of the world's oceans, rather surprisingly little detail is known about the trophic relationships of the blue shark. Blue sharks are recognized as apex predators that generally feed indiscriminately on relatively small pelagic fishes and cephalopods (Strasburg, 1958; LeBrasseur, 1964; Clarke and Stevens, 1974; Tricas, 1979; Compagno, 1984; Brodeur *et al.*, 1987; Seki, 1993).

Some blue shark distribution and movement patterns appear linked to feeding habits. In the central North Pacific, young-of-the-year sharks occupy the more productive waters of northern Transition Zone (ca. 38–45°N in latitudes) and Subarctic Boundary where a large food base is available. Nakano (1994) speculated that the food availability in the region may dictate the location of the nursery grounds.

Swimming patterns observed from telemetered blue sharks off the southwest and northeast coasts of North America provide clues towards the sharks' feeding behavior (Sciarrotta and Nelson, 1977; Carey and Scharold, 1990). Extensive vertical excursions of several hundred meters were typically observed for blue sharks and were in part attributed to foraging

activities (Carey and Scharold, 1990). Sharks were observed to descend fairly rapidly followed by a slower return ascent; a pattern consistent for a visual predator that might backlight its prey against light from the surface. Both studies suggested increased feeding activity in late evening and night when vertical excursions through the water column were smaller in amplitude and confined to depths near the thermocline. Diel differences observed in the diving depths of blue sharks were suggested to be associated with pursuit of vertically migrating prey. Seasonal offshore-inshore horizontal movement patterns were suggested as a response to seasonal availability of prey (Sciarrotta and Nelson, 1977).

2.5.2 Food

Stomach content studies of the blue shark conducted in both coastal and oceanic waters have revealed a diet composed largely of relatively small pelagic fishes and cephalopods and seasonal swarms of crustaceans (Table 11). Of particular importance among forage items are pelagic squids (Clarke and Stevens, 1974; Dunning *et al.*, 1993). In the central oceanic North Pacific, longline and gillnet caught blue sharks fed on commonly occurring pelagic nekton such as sauries, pomfrets, and squid (Strasburg, 1958; LeBrasseur, 1964; Seki, 1993). Towards the coasts, schooling coastal small pelagics such as northern anchovy, *Engraulis mordax*, and Pacific hake, *Merluccius productus* and seasonally on swarming euphausiids, *Thysanoessa spinifera* composed the diets of blue sharks taken with longlines (Harvey, 1989), handlines (Tricas, 1979), and purse seines (Brodeur *et al.*, 1987) off the U.S. west coast. Young-of-the-year blues sharks (<65cm PL) had stomach contents dominated by micronektonic myctophids and small gonatid squids (Seki, 1993). Principal forage base in young and adults alike tend to be schooling species and are believed to be exploited when the prey migrates near the surface at night. Compagno (1984) suggested that the presence of papillose gillrakers in blue sharks, a characteristic unique among

Table 11. Food items reported in diet of North Pacific blue shark (list does not include bait)

PREY ITEM	Strasburg (1958)	LeBrasseur (1964)	Tricas (1979)	Harvey (1989)	Seki (1993)	PREY ITEM	Strasburg (1958)	LeBrasseur (1964)	Tricas (1979)	Harvey (1989)	Seki (1993)
Fishes						Cephalopods					
Petromyzonidae						Loliginidae					
<i>Lampetra tridentata</i>				×		<i>Loligo opalescens</i>			×	×	
Squalidae						Octopoteuthidae					
<i>Squalus acanthias</i>			✓	✓		<i>Octopoteuthis deletron</i>			×	×	
Salmonidae						Onychoteuthidae					×
<i>Oncorhynchus</i> sp.		×				<i>Onychoteuthis borealijaponica</i>			×	×	
Clupeidae						Gonatidae					×
<i>Clupea harengus pallasii</i>				×		<i>Gonatus</i> spp.				×	
Engraulidae						Histioteuthidae					
<i>Engraulis mordax</i>			×	×		<i>Histioteuthis heteropsis</i>			×		
Alepisauridae						<i>Histioteuthis</i> spp.			×	×	
<i>Alepisaurus ferox</i>					×	Ommastrephidae					
<i>Alepisaurus</i> sp.	×					<i>Dosidicus gigas</i>			×	×	
Anotopteridae						<i>Ommastrephes bartramii</i>					×
<i>Anotopterus pharao</i>		×				Thysanoteuthidae			×		
Echeneididae (remoras)	×					Chiroteuthidae					
Sternoptychidae						<i>Chiroteuthis calyx</i>			×		
<i>Argyropelecus</i> sp.					×	Mastigoteuthidae					
Myctophidae	×	×			×	<i>Mastigoteuthis pyrodes</i>			×		
<i>Stenobrachius leucopsarus</i>				×		Cranchiidae					
Merlucciidae						<i>Leachia</i> sp.			×		
<i>Merluccius productus</i>			×	×		Argonautidae				×	
Ophidiidae						<i>Argonauta pacifica</i>					
<i>Chilara taylorix</i>				×		Ocythoidae					
Batrachoididae						<i>Ocythoe tuberculata</i>			×		×
<i>Porichthys notatus</i>				×		Vampyroteuthidae					
Exocoetidae						<i>Vampyroteuthis infernalis</i>			×	×	
<i>Cypselurus californicus</i>			×			Octopodidae					
Scomberesocidae						<i>Octopus</i> spp.			×	×	
<i>Cololabis saira</i>		×				Unidentified squids	×	×			×
Syngnathidae						Unidentified octopods	×				
<i>Syngnathus californiensis</i>			×	×		Cephalopod (unidentified)	×			×	
Scorpaenidae											
<i>Sebastes goodei</i>				×		Crustaceans					
<i>Sebastes paucispinus</i>				×		Amphipoda (Lysianassidae)			×		
<i>Sebastes</i> spp.			×	×		Lophogastridae					
Anoplopomatidae						<i>Gnathophausia</i> sp.					×
<i>Anoplopoma fimbria</i>				×		Euphausiacea					
Bramidae						<i>Euphausia pacifica</i>				×	
<i>Brama japonica</i>		×			×	<i>Thysanoessa spinifera</i>				×	
Carangidae						Unidentified euphausiids				×	
<i>Trachurus symmetricus</i>			×			Reptantia (crabs)	×				
Pentacerotidae						Natantia (shrimps)	×				
<i>Pseudopentaceros wheeleri</i>					×	Pandalidae			×		
Pomacentridae						<i>Pandalus jordani</i>				×	
<i>Chromis punctipinnis</i>			×			Oplophoridae					
Sciaenidae						<i>Hymenodora</i> sp.		×			
<i>Genyonemus lineatus</i>				×							
Gempylidae					×	Tunicata					
Ostraciidae (trunkfishes)	×					Salpidae					
Bothidae						<i>Salpa fusiformis</i>		×			
<i>Citharichthys sordidus</i>				×							
Pleuronectidae						Plants					
<i>Lyopsetta exilis</i>				×		<i>Renilla kollikeri</i>			×		
Flying fish eggs	×					<i>Phyllospadix torreyi</i>			×		
Unidentified fishes	×		×	×	×	Unidentified plant				×	
Unidentified elasmobranch				×							
						Miscellanea					
						Seabirds (Sulidae--boobies)	×				
						Feather			×		
Empty stomachs (%)	54.3	17.2	6	5.3	55.6	Blubber (?)	×				
Number stomachs examined	140	29	81	150	72	Plastic			×		
Capture methodology	longline	gillnet	handline	longline	longline	Unidentified remains				×	
	East/Central Pacific	Gulf of Alaska	Santa Catalina, U.S. west coast	Monterey Bay, U.S. west coast	N. Central Pacific		East/Central Pacific	Gulf of Alaska	Santa Catalina, U.S. west coast	Monterey Bay, U.S. west coast	N. Central Pacific

the requiem sharks, may facilitate retaining smallish prey (such as euphausiids) from slipping through the internal gill slits. Additionally, blue sharks have also been reported to attack the cod-ends of trawls to gain access to the catch and have been seen biting at floating debris at the surface (Compagno, 1984). Similar diet compositions have been reported for blue sharks in the North Atlantic (Stevens, 1973; Clarke and Stevens, 1974), and in the South Pacific off Australia (Dunning *et al.*, 1993).

2.5.3 Predators

No known predators exist for adult blue sharks; however predation on young may occur by larger sharks and marine mammals.

3.0 Population

3.1 Stock unit

The population structure of the blue shark is not known. Although some trans-equatorial tag recaptures have been reported in the Atlantic (Casey *et al.*, 1989), there is also evidence suggesting separate northern and southern hemisphere blue shark populations. Such evidence includes: high density in high latitude areas and low density in the equatorial water of the Pacific (Strasburg, 1958; Nakano, 1994), existence of parturition and nursery grounds in the high latitudes (Tucker and Newnham, 1957; Nakano, 1994), and trans-Atlantic movement of sharks (Stevens, 1976).

Hazin *et al.* (1991) compared morphometrics of blue sharks caught in the equatorial western Atlantic with those collected in the Pacific and northwestern Atlantic. Overall differences were not found to be significant, confirming the general similarity between the Atlantic and Pacific stocks. Sharks from the Canadian Atlantic, however, possessed a considerable shorter anal fin than those from the equatorial Atlantic and the Pacific suggesting the possibility of a distinct population. Litvinov (1990) also suggested distinct north and south populations for both the Pacific and Atlantic Oceans between based on teeth morphology.

Although there is no strong evidence presented on the stock unit hypothesis for blue shark, separate stock unit for northern and southern hemisphere may be suggested. Because of the low density at the equator and existing separated nursery grounds at the northern and southern hemisphere.

3.2 Stock status

Concern over the status of blue shark stocks has grown with heavy fishing pressures on pelagic elasmobranchs around the world (Stevens, 1992). Unfortunately, the total blue shark catch by ocean is not known. Stevens (1992), using a very conservative assumption of catch at 1 shark per 1,000 hooks, estimated that the global blue shark catch by the Japanese longline fishery was 433,447 sharks and 13,000 MT. Nakano and Watanabe (1992) suggested that high seas fisheries of the North Pacific (i. e., combined longline and driftnet fisheries of Japan, Korea and Taiwan), took 4.9 million blue sharks during 1988. Bonfil (1994) estimated the blue shark catch in the North Pacific high seas longline fishery at 1,953,432 blue sharks and 39,069 MT in weight by combining the CPUE data of Strasburg (1958) and fishing effort data of Nakano and Watanabe (1992). The Hawaii-based longline fishery in the central North Pacific caught an average of 101,118 blue sharks per year during 1991-1996 (Ito and Machado, 1997).

Nakano and Watanabe (1992) presented the first attempt of assessment on the impact of high seas fisheries on blue shark stocks. By estimating bycatch and using cohort analysis, the study concluded that the catch levels during the late 1980s did not have a significant impact on the blue shark populations of the North Pacific. Wetherall and Seki (1992), however, suggested that appropriate information is lacking for an assessment of this kind.

Taniuchi (1990) presented annual blue shark CPUE from surveys conducted by Japanese research and high school training vessels in the tropical Indian and Pacific Ocean during 1973-1985 (Fig. 18) and showed no significant decline

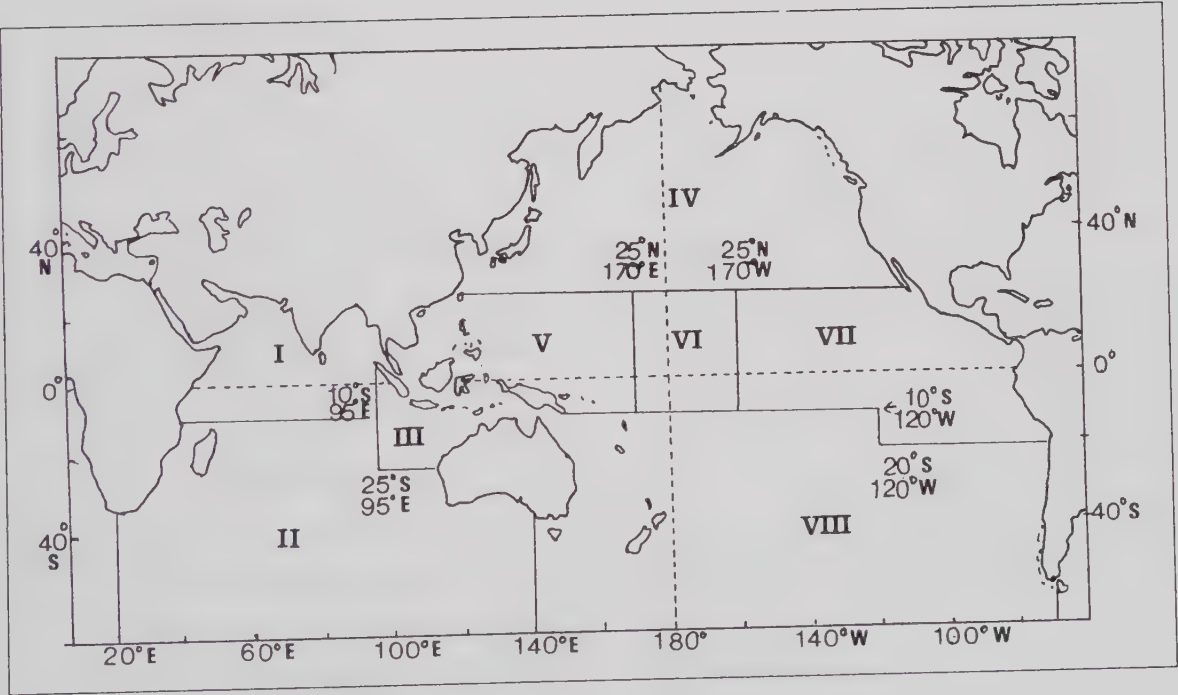
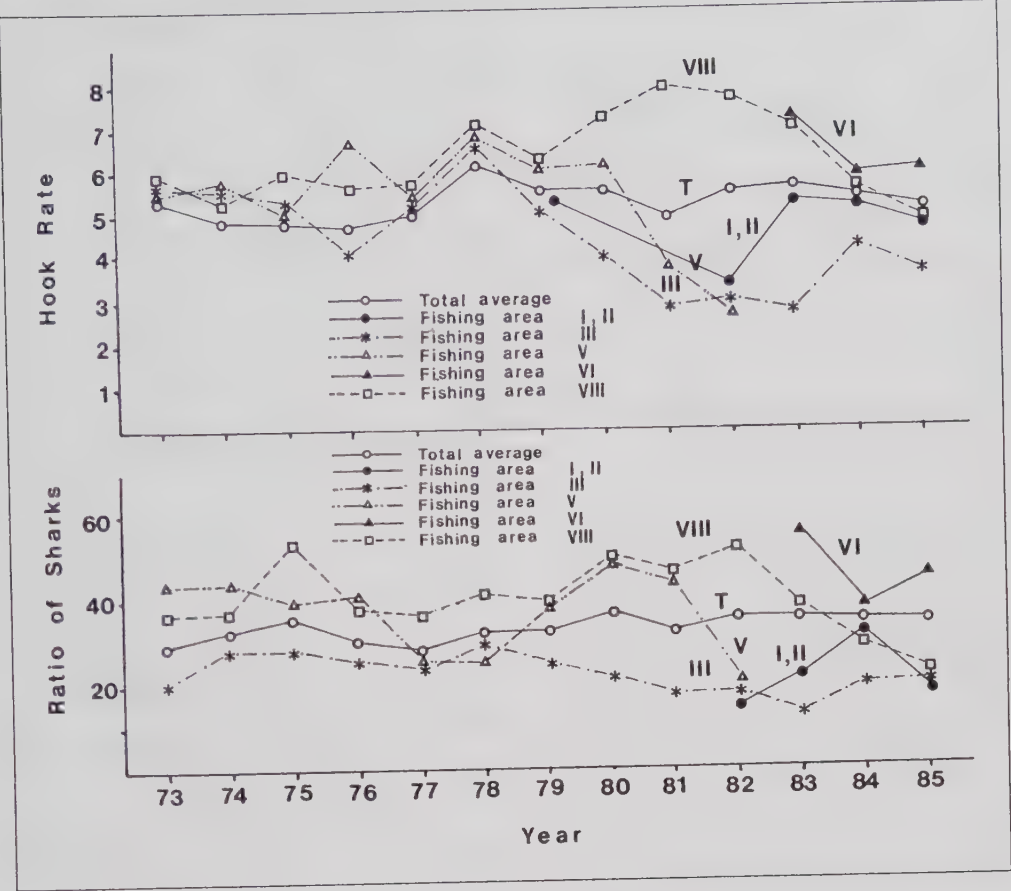


Fig. 18. Historical change of sharks catch ratio to catches of tunas and billfishes and hook rates of sharks by area expressed by number of sharks caught per thousand hooks observed Japanese longline research cruises (Taniuchi, 1990). "T" indicates a total overall average. Shark catch mainly consists of blue shark catches. And area classification is indicated in bottom figure.

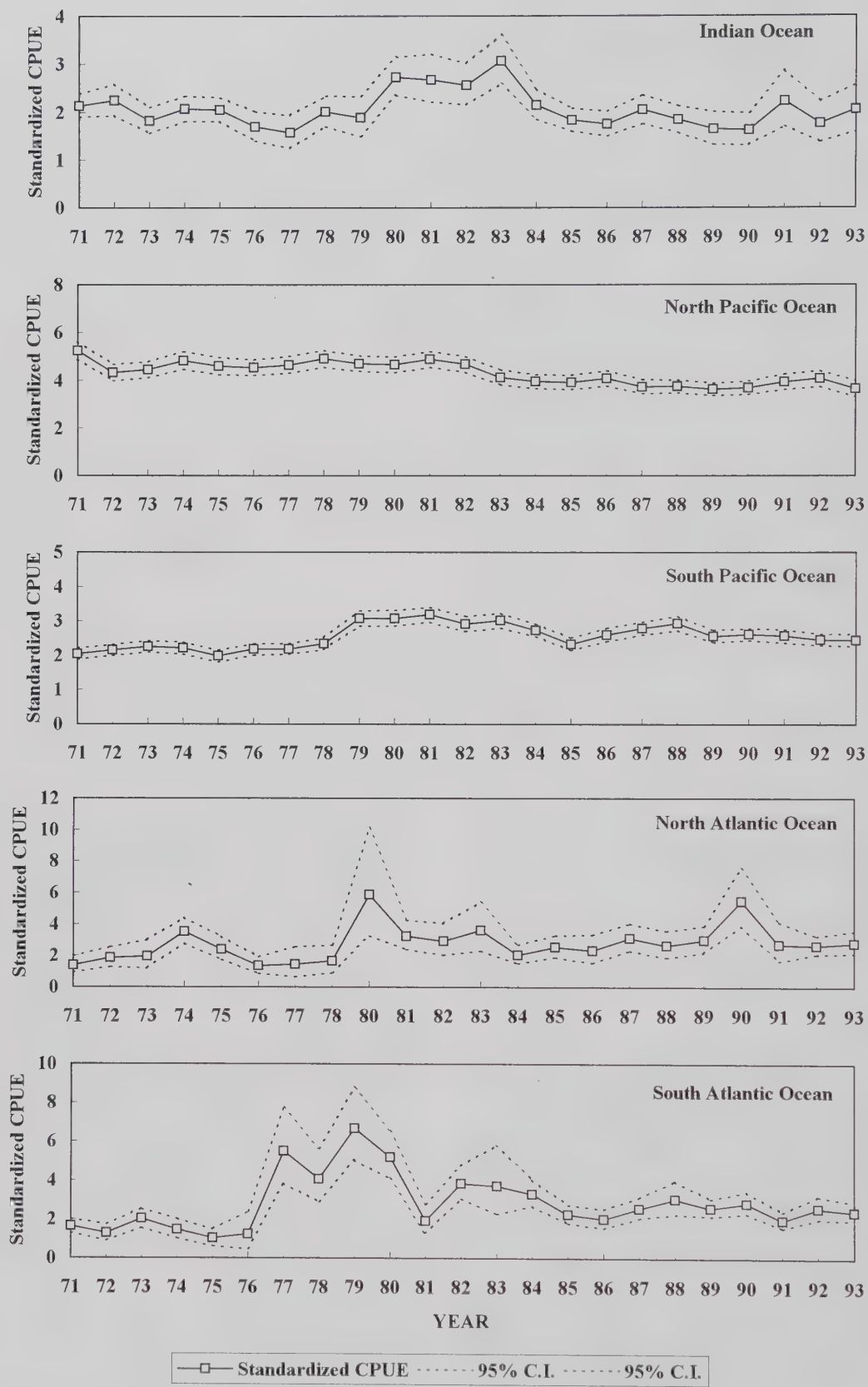


Fig. 19. Standardized CPUE (number of catch per thousand hooks) of blue shark caught by Japanese longline fishery in the North and South Pacific (upper 2 figs), North and South Atlantic (middle 2 figs), and Indian Ocean (bottom) (Nakano, 1996)

during the period. Matsunaga and Nakano (1999) calculated CPUE distribution for blue shark in the Pacific Ocean during two different research periods, 1967-1970 and 1992-1994, and observed no significant change in the blue shark CPUE between the periods. Nakano (1996) standardized shark CPUE from commercial logbooks using only data that more than 80% of the recording rate was considered an adequate representation of shark catch. The CPUE of overall shark take was considered to represent annual blue shark CPUE change since the latter composes more than 70% of the total shark catch. The results revealed a 20% decline of CPUE during 23 years of fishing in the North Pacific Ocean, while no significant changes were evident in other areas (Fig. 19).

The most comprehensive assessment for the North Pacific blue shark was done by Kleiber *et al.* (2001) and maximum sustainable yield (MSY) was firstly calculated using MULTIFAN-CL (Fournier *et al.*, 1998). They concluded that even the most pessimistic scenarios show current catches and fishing mortalities to be comfortably below MSY and F_{msy} , and the blue shark population appears to be in no danger of annihilation or stock collapse. Although a comprehensive stock assessment of blue shark in the North Pacific is still lacking, no overly deviant fluctuations are obvious in the various CPUE series, and no evidence currently exists to suggest that the stock status of North Pacific blue sharks is in a critical state. Nevertheless, further research is needed to assess the true catch levels in each fishery and their impacts on the population.

4.0 Exploitation

4.1 Fisheries

Many blue sharks are caught by the various high seas and coastal fisheries throughout the world's oceans. For example, in the North Pacific, the major fisheries exploiting the blue shark resource are the high seas tuna longline fisheries of Japan and Korea, the coastal shark longline fishery of Japan and Taiwan, and

Hawaii (and west coast U.S.) based tuna/swordfish longline fisheries in the eastern and central Pacific (Nakano and Watanabe, 1992; Ito and Machado, 1997).

The driftnet fishery targeting thresher sharks and swordfish off the west coast of California, the Mexican-Japanese joint venture longline fishery off Baja California, and the tuna purse seine fishery in the tropical eastern Pacific Ocean also catch blue shark (Holts, 1988; Au, 1991; Hanan *et al.*, 1993; Bonfil, 1994). Official landing statistics of blue sharks, however, are scarce and thus is difficult to assemble a complete picture of the world blue shark catch from these data. Available official landing statistics of blue shark in the world are compiled and presented in Table 12. In some cases, the reported figures represent blue shark landings by nation. For example, U.S. landings as reported by Rose (1998) do not include sharks landed in Hawaii. Landings for Taiwan include only those landed at Chengkung fish market (Chen *et al.*, 1996). Japanese landings during 1951 to 1967 are national statistics, but after 1968, represent only sharks landed at the Kesennuma fish market; i.e., the national fisheries statistics do not include blue shark landings after 1968. Landings at Kesennuma fish market do, however, represent more than 90% of the blue shark landings in Japan (Anon, 1952-1968, 1969-1995). France, Denmark and Portugal submit national landing statistics for blue shark to the Fish and Agricultural Organization of the United Nations (FAO) (FAO, 1982-1996). Hayes (1969) reports landings from the New Zealand EEZ but excludes the foreign longline landings; blue shark catches by South African longliners are reported by Smale (1997). Although not included on the list presented here due to the uncertainty of the landing statistics, Australia, Brazil, Italy, Ireland, Korea, Maldives, Spain, UK and Uruguay are reported as fishing nations which catch blue shark by Bonfil (1994) and Rose (1998).

Several studies have presented estimations of blue shark catches by high seas fisheries. A summary of these catch estimations by

Table 12. Available published landing statistics of blue shark (MT) in the world

Country	France	Denmark	Portugal	Canada	USA	Taiwan	Japan	New Zealand	South Africa
1951							17,419		
1952							19,350		
1953							17,989		
1954							15,821		
1955							16,774		
1956							19,073		
1957							17,385		
1958							18,174		
1959							18,946		
1960							21,184		
1961							20,559		
1962							21,271		
1963							19,717		
1964							16,306		
1965							14,456		
1966							16,035		
1967							15,097		
1968							11,803		
1969							10,685		
1970					0.1		9,944		
1971					0.6		9,639		
1972					0.1		9,685		
1973					0.4		10,574		
1974					0		9,230		
1975					0.2		8,825		
1976					4.5		9,852		
1977					44.6		13,769		
1978					16.3		10,752		
1979					39.3		12,602		
1980					87.1		12,523		
1981					92.1		10,434		
1982	9				26.2		10,845		
1983	8				6.3		13,007		
1984	14				1.8		11,702		
1985	39	4			1.1		12,314		
1986	50	2			1.5		13,341		
1987	67	2			1.5		11,072		
1988	91	1			3.2		11,778		
1989	83	2			6.1		9,954	12.5	
1990	135	2		125	19.8	20.8	9,529	2.2	
1991	193	1		236	0.5	22.8	11,027	18.4	
1992	276	1		213	1.4	46.3	11,753		6
1993	329	0	352	83	3.6	47.6	13,261		2.7
1994	358		360	111	11.6	48.6	10,140		3.7
1995	266								
1996	302	3							

Source: France, Denmark and Portugal: FAO Yearbook Fishery Statistics

Canada and USA: Rose (1998). Landing statistics does not including landing at Hawaii.

Taiwan: Chen *et al.* (1996). Landing statistics of Chengkung fish market.

Japan: Anon. (1952-1968, 1969-1995). After 1968, values are landings of Kesennuma fish market.

New Zealand: Hayes (1996)

South Africa: Smale (1997)

fisheries and regions based mainly on Bonfil (1994) is presented in Table 13. For high seas driftnet fisheries in the South Pacific and Indian Oceans, estimation of blue shark catch were not available in the literature, although catch of total elasmobranches are reported. Estimated catch of the longline fisheries in the Atlantic and Indian Oceans were computed from Bonfil's (1994) estimation of total shark catch, assuming the suggested 40% blue shark proportion. Blue shark catch has been estimated at several hundred to more than 10,000 metric tons by high seas driftnet fisheries and from about 30,000 to around 50,000 metric tons by longline fisheries in each ocean. High seas driftnet fisheries ceased to operate at the end of 1992. Although there are concerns over the accuracy of the estimations, these values represent the only available insight into the magnitude of the blue shark exploitation.

There are large differences between landing statistics and catch estimations. Since landing statistics of sharks are not divided by species in many countries, blue shark landings might be included in the broader category of sharks, sharks and rays, or chondrichthyans or even

elasmobranches. Catch disposition may also contribute to the discrepancy between landings and catches. Blue sharks are often released due to low market value and demand or sometimes are only harvested for their fins, the most valuable part of the shark.

4.2 Utilization

In parts of the world, blue shark meat can and has been utilized fresh, smoked, and dried salted for human consumption and for fishmeal (Compagno, 1984). Often, however, blue shark flesh is unmarketable because of the rapid breakdown of urea in the muscle tissue into ammonia soon after death and the subsequent tainting of the meat. This is the case in the California driftnet fishery and generally why only fins are utilized from blue sharks taken in the Hawaii-based longline fishery (Holts, 1988; Ito and Machado, 1997). In addition to its flesh, other blue shark commodities include its hide (for leather), fins (for shark-fin soup), cartilage, and liver oil. Blue sharks also have recreational value. Considered a game fish, this shark is taken by sports anglers with rod and reel. In Japan, official landing statistics has separately

Table 13. Estimations of blue shark catch (MT) published for high seas fisheries and region

Fisheries	Region	Major fishing country	Year used	Estimated catch
Driftnet fisheries				
Salmon driftnet	North Pacific	Canada, Japan, USA	1989	18.3-701
Squid driftnet fishery	North Pacific	Japan, Korea, Taiwan	1990	12,802
Large-mesh driftnet	North Pacific	Japan	1990	1,141
High seas driftnet fishery	South Pacific	Japan, Taiwan	1989	n.a.
High seas driftnet fishery	Indian Ocean	Taiwan	1989	n.a.
High seas driftnet fishery	Atlantic	France	1991	430-865
Longline fisheries				
Spanish swordfish longline	Mediterranean	Spain	1989	1,067
Spanish swordfish longline	Atlantic	Spain	1989	4,977
Longline	South and central Pacific	Australia, Japan, Korea, Taiwan	1989	8,193
Longline	North Pacific	Japan, Korea, USA	1988	39,069
Longline	Atlantic	Canada, Japan, Taiwan, USA		30,527
Longline	Indian Ocean	Australia, Japan, Korea, Taiwan		30,072

Source: Bonfil (1994)

* Calculated from estimation by Bonfil (1994) for total shark catch, assuming composition of blue shark as 40%

reported the landing of blue shark 13,000-20,000 MT in gutted weight until 1967 (Taniuchi, 1990). Around 10,000 MT of blue shark are still landed and utilized for the production of boiled fish paste ("kamaboko" or "hanpen"), shark fins, leather, liver oil, and chondroitine of cartilage (Kiyono, 1996; Makihara, 1980; Nakano, 1999). In Australia, blue shark meat is utilized as shark jerky for export (Rose, 1996).

4.3 Trade

Despite the large number of blue sharks caught in the various world fisheries, international trade of blue shark meat is relatively small. Rose (1996) summarized world trade on sharks and reported, some parts including description of blue shark trade; (1) the establishment of a processing plant for shark meat, i. e. tiger shark, mako shark, saw sharks, and blue shark in northern Australia for shark jerky production for export principally to North and South Korea, (2) that small amounts of blue sharks are landed in the UK for consumption and typically exported to France and (3) in Canada, blue shark (along with porbeagle) are typically exported to Europe, while mako shark is consumed domestically or exported as steaks to the U.S.

Among shark species, blue shark fins are not recognized as the highest of quality because of their low fin needle content. They are, however, abundant and relatively inexpensive, and are therefore important in the trade. Estimates by fin traders suggest that blue sharks may contribute 50-70% of shark fins traded in Hong Kong although the amount of traded by species are not known. Exports from longline fishing nations, i. e. Japan, Korea and Taiwan, in particular may contain higher proportion of blue shark. Shark fin trades among the major fishing nations in the Pacific are as follows (Rose, 1996):

— Japan exported an average of 661t of shark fins annually during the period 1980-1994, declining in numbers from 1,073t in

1981 to 399t in 1993. Over the past decade, eighty-three per cent of shark fins were exported to Hong Kong with the remainder destined for Singapore, Thailand, China, and the USA.

— In Taiwan, more than 96t of dried shark fin were imported in 1989, but imports have since declined to just over 20t in 1995. Exports totaled just over 41t during the period 1980-1986, then increased to more than 140t per year in 1987 and 1988, to 259t in 1989, and 283t in 1990. Thereafter, exports declined to 2.3t in 1994 and 4.5t in 1995.

— South Korea reported production averaged 23t annually during 1980-1994, declining from 115t in 1980 to two tons in 1994. Imports of shark fins averaged only five tons annually during 1987-1994. Exports of shark fin from South Korea averaged 60t annually during 1980-1994, declining from 94t in 1980, to 31t in 1994. During 1987-1994, Singapore received 78.3% of South Korean exports.

— Australia imported an average of 8.5t of shark fins annually during 1988-1994. Although Australian Customs do not report the export of shark fins, data from the Australian Quarantine and Inspection Service reports that exports of shark fins, mostly in dried form, totaled 65.5t in 1992-1993, 49.9t in 1993-1994, and 45.9t in 1994-1995.

— Imported shark fins by the USA averaged some 54t annually during 1972-1985, then increased rapidly to a peak of 281t in 1992. Exports of shark fins are not reported in Customs records, but Hong Kong reports imports of shark fins from the USA averaging 366t annually during 1988-1994, increasing from 261t in 1988, to a peak of 479t in 1992, then declining to 418t in 1994. Singapore reports average annual imports from the USA of 17t during 1990

-1995, increasing from three tons in 1990, to 34t in 1995. China's Customs data, available for 1992 and 1994 only, report imports from the USA of 37t and 44t, respectively.

-For the years 1978-1988, Mexico's Ministry of Fisheries reports average exports of 137t of shark fins annually. Hong Kong Customs report average imports of shark fin from Mexico of 150t annually during 1984-1994, peaking in 1994 at 207t. Much of Mexico's shark fin exports are, however, likely to be shipped first to the USA, which country's Customs report imports of shark fin from Mexico averaging 29t annually during 1986-1995.

Little information is available regarding the use of shark hide. Neither domestic nor trade data are available from the majority of producing countries, including Australia, Japan, China, Bangladesh, Thailand, or Europe. In late 1995, an Australian processor and exporter established facilities to export the hides of tiger shark, saw sharks, and blue sharks to Japan. During the 1980s, a significant trade in shark skins occurred across the US-Mexico border when shark skins were imported by U.S. companies for boot making. In addition to this cross-border trade, a number of shark skins and shark leather goods entered the U.S. directly from Mexico; unfortunately the species used for processing shark skins are not known (Rose, 1996).

Blue shark cartilage is considered a good source of chondroitine, a pharmaceutical substance used in eye drops. A relatively new product on the market, neither national fisheries agencies nor Customs agencies report the volume of production or trade of shark cartilage. Shark cartilage is processed in Taiwan, and both processed and unprocessed cartilage are exported to Australia, New Zealand, Japan, and the U.S. Japan is known as a key producer country for shark cartilage powder and capsules, and shark cartilage products of Japanese origin are widely marketed abroad, for example

in the U.S. and Mexico. Blue shark cartilage is reportedly sold for US\$7.00 per kg, while cartilage from other species sold for US\$3.80 per kg (Rose, 1996).

Acknowledgments

The authors thank to Drs. R. Michael Laurs and Jerry Wetherall of the U.S. National Marine Fisheries Service Honolulu Laboratory, Yasuhiko Shimazu and Ziro Suzuki of the National Research Institute of Far Seas Fisheries, Japan who provided the opportunity for this collaborative project. We also thank Drs. John Stevens and Greg Cailliet for their reviews on earlier drafts of this manuscript.

Literature Cited

- Aasen O., 1966: Blahaien, *Prionace glauca* (Linnaeus), 1758. *Fisken og havet*, **1**, 1-15.
- Anon 1952-1968: Annual Statistics of Fishery and Aquaculture Production, Statistics and information department, Ministry of Agriculture, Forestry and Fisheries of Japan.
- Anon 1969-1995: Fishery of Kesennuma, Kesennuma city office, Kesennuma, Miyagi, Japan.
- Au D. W., 1991: Polyspecific nature of tuna schools: shark, dolphin, and seabird associates. *Fish. Bull.*, **89**, 343-354.
- Backus R. H. 1957: Notes on Western North Atlantic sharks. *Copeia*, **1957**, 246-248.
- Bigelow H. B. and Schroeder W. C., 1948: Sharks, *In* Fishes of the western North Atlantic, Part one, p.59-546. Parr A. E. and Olsen Y. H. (eds.), Sears Found. Mar. Res., Yale Univ. Mem. 1.
- Bonfil R., 1994: Overview of world elasmobranch fisheries, FAO Fisheries Technical Paper, No. 341, United Nations Food and Agriculture Organization, Rome.
- Brodeur R. D., Lorz H. V., and Percy W. G., 1987: Food habits and dietary variability of pelagic nekton off Oregon and Washington, 1979-1984. NOAA Technical Report

- NMFS No. 57, 32pp.
- Cailliet G. M., Martin L. K., Harvey J. T., Kusher D., and Welden B. A., 1983: Preliminary studies on the age and growth of blue, *Prionace glauca*, common thresher, *Alopias vulpinus*, and shortfin mako, *Isurus oxyrinchus*, sharks from California waters. NOAA Technical Report NMFS No. 8, pp.179-188.
- Carey F. G. and Scharold J. V., 1990: Movements of blue shark (*Prionace glauca*) in depth and course. *Mar. Biol.* **106**, 329-342.
- Casey J. G., Pratt H. W. Jr., Kohler N., and Stillwell C. E., 1989: The shark Tagger, 1988 summary, Newsletter of the Cooperative Shark Tagging Program, NOAA, NMFS, Northeast Fisheries Center, pp.12.
- Castro J. A. and Mejuto J., 1995: Reproductive parameter of blue shark, *Prionace glauca*, and other sharks in the Gulf of Guinea. *Mar. Freshwater Res.*, **46**, 967-973.
- Chen G. C. T., Liu K. M., Joung S. J., and Phipps M. J., 1996: TRAFFIC report on shark fisheries and trade in Taiwan, In Phipps M. J., (Comp.), TRAFFIC [East Asia] report on shark fisheries and trade in the East Asian region, TRAFFIC East Asia, Taipei, 48pp.
- Clarke M. R. and Stevens J. D., 1974: Cephalopods, Blue shark and migration, *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, **54**, 949-957.
- Compagno L. J. V., 1984: FAO species catalog, Vol. 4: Sharks of the world; Part 2-Carcharhiniformes. Fisheries Synopsis No. 125., Food and Agricultural Organization of the United Nations, Rome, Italy, 655pp.
- De Metrio G. Petrosino G., Montanaro C., Matarrese A., Lenti M., and Cecere E., 1984: Survey on summer-autumn population of *Prionace glauca* L. (Pisces, chondrichthyes) in the gulf of Taranto (Italy) during the four year period 1978-1981 and its incidence on sword-fish (*Xiphias gladius* L.) and albacore (*Thunnus alalunga* (Bonn)) fishing. *OEBALIA*, vol. **X, N. S.**, 105-116.
- Draganik B. and Pelczarski W., 1984: The occurrence of the blue shark, *Prionace glauca* (L.), in the North Atlantic. *Rep. Sea Fish. Inst.* **19**, 61-75.
- Dunning, M. C., Clarke M. R., and Lu C. C., 1993: Cephalopods in the diet of oceanic sharks caught off eastern Australia, p.119-131, In Recent advances in cephalopod fisheries biology, T. Okutani, R.K. O'Dor and T. Kubodera (eds.) Tokai University Press, Tokyo.
- Fournier D. A., Hampton J., and Sibert J. R., 1998: MULTIFAN-CL: a length-based, age-structured model for fisheries stock assessment, with application to South Pacific albacore, *Thunnus alalunga*. *Can. J. Aquat. Sci.* **55**, 2105-2116.
- Goto M., Taniuchi T., Kuga N., and Iwata M., 1981: Four dicephalous specimens of the blue shark, *Prionace glauca*, from Japan. *Jap. J. Ichthy.*, **28(2)**, 157-165.
- Gubanov Ye. P. and Grigor'yev V. N., 1975: Observation on the distribution and biology of the blue shark *Prionace glauca* (Carcharhinidae) of the Indian Ocean. *Vopr. Ikhtiol.*, **15(1)**, 43-50.
- Gubanov Ye. P., 1978: The reproduction of some species of pelagic sharks from the equatorial zone of the Indian Ocean. *J. Ichthyol.*, **18(5)** 781-792.
- Hanan D. A., Holts D. B., and Coan A. L. Jr., 1993: The California drift gill net fishery for sharks and swordfish, 1981-82 through 1990-91, State of California, The Resources Agency, Department of Fish and Game, Fish Bulletin 175, 95pp.
- Harvey J. T., 1989: Food habits, seasonal abundance, size, and sex of the blue shark, *Prionace glauca*, in Monterey bay, California. *Calif. Fish Game*, **75(1)**, 33-44.
- Hazin F. H. V., Couto A. A., Kihara K., Otsuka K., and Ishino M., 1990: Distribution and abundance of pelagic sharks in the southwestern equatorial Atlantic. *J. Tokyo Univ. Fish.*, **77(1)**, 51-64.
- Hazin F. H. V., Lessa R., Ishino M., Otsuka K., and Kihara K., 1991: Morphometric description of the blue shark, *Prionace*

- glauca*, from the southwestern equatorial Atlantic. *J. Tokyo Univ. Fish.*, **78**(2), 137-144.
- Hayes E., 1996: New Zealand. In Sant, G. and Hayes, E. (eds), The Oceania region's harvest, Trade and management of sharks and other cartilaginous fish: an overview, TRAFFIC Oceania.
- Hazin F. H. V., Boeckman C. E., Leal E. C., Lessa R. P. T., Kihara K., and Otsuka K., 1994: Distribution and relative abundance of the blue shark, *Prionace glauca*, in the southwestern equatorial Atlantic Ocean. *Fish. Bull.* **92**(2), 474-480.
- Holts D. B., 1988: Review of U. S. west coast commercial shark fisheries. *Mar. Fish. Rev.* **50**(1), 1-8.
- Ito R. Y. and Machado W. A., 1997: Annual report of the Hawaii-based longline fishery for 1996, NOAA, Administrative Report H-97-12, 48pp.
- Kiyono H., 1996: TRAFFIC report on shark fisheries and trade in Japan. In: Phipps, M. J. (Comp.), TRAFFIC [East Asia] report on shark fisheries and trade in the East Asian region, TRAFFIC East Asia, Taipei.
- Kleiber P., Takeuchi Y., and Nakano H., 2001: Calculation of plausible maximum sustainable yield (MSY) for blue sharks (*Prionace glauca*) in the North Pacific, NOAA, Administrative report H-01-02, 10pp.
- Kohler N. E. and Stillwell C. E., 1981: Food habits of the blue shark (*Prionace glauca*) in the Northwest Atlantic. International Council for the Exploration of the Sea, Pelagic Fish Committee, ICES C. M. 1981/H:61, 12pp.
- Kohler N. E., Casey J. G., and Turner P. A., 1995: Length-weight relationships for 13 species of sharks from the western North Atlantic. *Fish. Bull., U.S.* **93**, 412-418.
- LeBrasseur R. J., 1964: Stomach contents of blue shark (*Prionace glauca* L.) taken in the Gulf of Alaska. *J. Fish. Res. Bd. Can.*, **21**(4), 861-862.
- Litvinov F. F., 1990: Structure of epipelagic elasmobranch communities in the Atlantic and Pacific Oceans and their change in recent geological time. *J. Ichthy.* **29**(8), 75-87.
- Makihara M., 1980: Toward effective utilization of the abundant shark resources. *Suisan Shuho*, **898**, 22-26. (In Japanese)
- Matsunaga H. and Nakano H., 1999: Species composition and CPUE of pelagic sharks caught by Japanese longline research and training vessels in the Pacific ocean. *Fish. Sci.*, **65**(1), 16-22.
- McKinnell S. and Seki M. P., 1998: Shark bycatch in the Japanese high seas squid driftnet fishery in the North Pacific Ocean. *Fish. Res.*, **39**, 127-138.
- Mishima S., 1981: On the passing over of subtropic fishes to the subarctic region in the summer season. *Res. Inst. N. Pac. Fish., Hokkaido Univ.*, **Spec. Vol.**, 61-71 (In Japanese with English abstract).
- Mishima S., Ogi H., Shimazaki S., and Ohsako M., 1981: Dominant fish groups in the pelagic fish community around the subarctic boundary, September-October, 1979, *Res. Inst. N. Pac. Fish., Hokkaido Univ.*, **Spec. Vol.**, 105-118 (In Japanese with English abstract).
- Nakano H., 1994: Age, reproduction and migration of blue shark in the North Pacific Ocean. *Bull. Nat. Res. Inst. Far Seas Fish.*, **31**, 141-256.
- Nakano H., 1996: Historical CPUE of pelagic shark caught by Japanese longline fishery in the world, Information paper submitted to the 13th CITES Animals Committee, Doc. AC. 13. 6. 1 Annex, 7pp.
- Nakano H., 1999: Fishery management of sharks in Japan, p.552-579, In: Shotton R. (ed.), Case studies of the management of elasmobranch fisheries, FAO Fisheries Technical Paper 378/2, Rome, 920pp.
- Nakano H. and Honma M., 1997: Historical CPUE of pelagic sharks caught by Japanese longline fishery in the Atlantic Ocean. *ICCAT CVSP*, **XLVI**(4), 393-398.
- Nakano H., Makihara M., and Shimazaki K., 1985: Distribution and biological characteristics of the blue shark in the central North

- Pacific. *Bull. Fac. Fish. Hokkaido Univ.* **36** (3), 99-113 (In Japanese with English abstract).
- Nakano H. and Nagasawa K., 1996: Distribution of pelagic elasmobranchs caught by salmon research gillnets in the North Pacific. *Fish. Sci.* **62**(6), 860-865.
- Nakano H., Okazaki M., and Okamoto H., 1997: Analysis of catch depth by species for tuna longline fishery based on catch by branch lines, *Bull. Nat. Res. Inst. Far Seas Fish.*, **34**, 43-62.
- Nakano H. and Shimazaki K., 1989: Gill net mesh selectivity for the blue shark (*Prionace glauca* L.). *Bull. Fac. Fish. Hokkaido Univ.* **40**(1), 22-29 (In Japanese with English abstract).
- Nakano H. and Watanabe Y., 1992: Effect of high seas driftnet fisheries on blue shark stock in the North Pacific, 15pp, Compendium of documents submitted to the Scientific Review of North Pacific Highseas Driftnet Fisheries, Sidney, B. C., Canada, June 11-14, 1991, Vol. 1.
- Neave F. and Hanavan M. G., 1960: Seasonal distribution of some epipelagic fishes in the Gulf of Alaska region. *J. Fish. Res. Bd. Can.*, **17**(2), 221-223.
- Parin N. V., 1970: Ichthyofauna of the epipelagic zone. Moscow: Academy of Sciences of the U. S. S. R. (Translated from Russian by Israel Program for Scientific Translations), Reproduced by the National Technical Information Service, Springfield, Virginia, 1970, 206pp.
- Pratt H. W. Jr., 1979: Reproduction in the blue shark, *Prionace glauca*. *Fish. Bull.*, **77**(2), 445-470.
- Pratt H. W. Jr. and Casey J. G., 1990: Shark reproductive strategies as a limiting factor in directed fisheries, with a review of Holden's method of estimating growth-parameters. Pratt H. L. Jr., Gruber S. H. and Taniuchi T. (eds) pp.97-109, United States Department of Commerce, NOAA Technical Report NMFS No. 90.
- Pratt H.W.Jr. and Tanaka S., 1994: Sperm storage in male elasmobranchs: A description and survey. *J. Morph.*, **219**, 297-308.
- Rey J. C. and Munoz-Chapuli R., 1992: Intra and interspecific association of large pelagic fishes inferred from catch data of surface longline. *Env. Biol. Fishes*, **35**, 95-103.
- Rose D. A., 1996: An overview of world trade in sharks and other cartilaginous fishes. TRAFFIC International, 106pp.
- Sciarrotta T. C. and Nelson D. R., 1977: Diel behavior of the blue shark, *Prionace glauca*, near Santa Catalina Island, California. *Fish. Bull.*, **75**(3), 519-528.
- Seki M. P., 1993: The role of the neon flying squid, *Ommastrephes bartrami*, in the North Pacific pelagic food web. *Bull. INPFC.*, **53**(II), 207-215.
- Shirai S., 1996: In interrelationships of fishes, Stiassny M. L. J., Rarentil L. R., and Johnson G. D. (eds.), Academic Press, San Diego, pp.9-34.
- Sivasubramaniam K., 1963: On the sharks and other undesirable species caught by tuna longline. *Records Oceanogr. works Jap.*, **7** (1), 73-85.
- Skomal G. B., 1990: Age and growth of the blue shark, *Prionace glauca*, in the Atlantic, MSc thesis, University of Rhode Island, Kingston, 103pp.
- Smale M. J., 1996: Trade in sharks and shark products in South Africa, In Marchall, N. T. and Barnett, R. (eds), THE Trade in sharks and shark products in the western Indian and southeast Atlantic Oceans, TRAFFIC East/Southern Africa. pp.80-100.
- Springer S., 1967: Social organization of shark population, In Sharks, skate and rays, Gilbert P. W., Mathewson R. F., and Rall D. P. (eds.), The John Hopkins Press, Baltimore, pp.149-174.
- Stevens J. D., 1973: Stomach contents of the blue shark (*Prionace glauca* L.) off southwest England., *J. Mar. Biol. Assoc. U.K.*, **53**, 357-361.
- Stevens J. D., 1974: The occurrence and significance of tooth cuts on the blue shark

- (*Prionace glauca* L.) from British waters. *J. Mar. Biol. Assoc. U.K.*, **54**, 373-378.
- Stevens J. D., 1975: Vertebral rings as a means of age determination in the blue shark (*Prionace glauca* L.). *J. Mar. Biol. Assoc. U.K.*, **55**, 657-665.
- Stevens J. D., 1976: First results of shark tagging in the north-east Atlantic. *J. Mar. Biol. Assoc. U.K.*, **56**, 929-937.
- Stevens J. D., 1990: Further results from a tagging study of pelagic sharks in the north-east Atlantic. *J. Mar. Biol. Ass. U. K.*, **70**, 707-720.
- Stevens J. D., 1992: Blue and mako shark by-catch in the Japanese longline fishery off south-eastern Australia. *Aust. J. Mar. Freshwater Res.*, **43**, 227-236.
- Stevens J. D. and McLoughlin K. J., 1991: Distribution, size and sex composition, reproduction biology and diet of sharks from Northern Australia. *Aust. J. Mar. Freshwater Res.*, **42**, 151-199.
- Strasburg D. W., 1958: Distribution, abundance, and habits of pelagic sharks in the Central Pacific Ocean. *Fish. Bull.*, **138**, 335-361.
- Suda A., 1953: Ecological study of blue shark (*Prionace glauca* LINNÉ). *Bull. Nankai Fish. Res. Lab.*, **1(26)**, 1-11.
- Tanaka S., 1984: Present status of fisheries biology, *In* Elasmobranchs as fisheries resources, Taniuchi T. and Suyama M. (eds.), pp.46-59. Jpn. Soc. Sci. Fish., Fish. Ser. 49, Kousei-sha Kousei-kaku, Tokyo.
- Tanaka S., Cailliet G. M., and Yudin K. G., 1990: Differences in growth of the blue shark, *Prionace glauca*: the technique or population? *In* Elasmobranchs as living resources: advances in the biology, ecology, systematics, and status of the fisheries. Pratt H. L., Jr, Gruber S.H., and Taniuchi T. (eds), pp.177-187, United States Department of Commerce, NOAA Technical Report NMFS No. 90.
- Taniuchi T., 1990: The role of elasmobranchs in Japanese Fisheries, *In* Elasmobranchs as living resources: advances in the biology, ecology, systematics, and status of the fisheries. Pratt H. L., Jr, Gruber S. H., and Taniuchi T. (eds), pp.415-426, United States Department of Commerce, NOAA Technical Report NMFS No. 90.
- Taniuchi T., 1995: Some biological aspects of sharks caught by floating longline - 2. Sex ratios and weight composition. *J. Jap. Elasmobranch study Group*, **32**, 1-15.
- Tricas T. C., 1979: Relationship of the blue shark, *Prionace glauca*, and its prey species near Santa Catalina Island. *Calif. Fish. Bull.* **77(1)**, 175-182.
- Tucker D. W. and Newnham C. T., 1957: The blue shark *Prionace glauca* (L.) breeds in British Seas. *A. M. N. H. Ser.* **12(X)**, 43-688.
- Vas P., 1990: The abundance of the blue shark, *Prionace glauca*, in the western English channel. *Env. Biol. Fish.*, **29**, 209-225.
- Wetherall J. and Seki M. P., 1992: Assessing impacts of North Pacific high seas driftnet fisheries on Pacific pomfret and sharks: progress and problems, Compendium of documents submitted to the Scientific Review of North Pacific Highseas Driftnet Fisheries, Sidney, B.C., Canada, June 11-14, 1991, Vol. 2.

非有機スズ系代替船底防汚塗料の開発状況と 水生生物に対する有害性評価

山田 久*, 角埜 彰*

Present status on the development of alternative tributyltin-free antifouling paints and toxicity of new biocides to aquatic organisms - Review -

Hisashi YAMADA* and Akira KAKUNO*

Abstract The present status on the development of an alternative tributyltin (TBT) -free antifouling paints was reviewed in order to consider the hazardous effects of new biocides to aquatic organisms. Although 15 organic chemicals and cuprous oxide were selected for a biocide in the alternative organotin-free antifouling paints and the antifouling agents for fishing net, bis- (1-hydroxy-2 (H) -pyridine thionate-O,S) zinc (zinc pyrithion; ZnPT) and bis- (1-hydroxy-2 (H) -pyridine thionate-O, S) copper (copper pyrithion; CuPT), 4,5-dichloro-2-n-octyl-3-isothiazolone (Seanine-211), pyridinetriphenylboron (PyB), and 2-methylthio-4-t-butylamino-6-cyclopropylamino-s-triazine (Irgarol 1051) were mainly used in the newly developed anti-fouling paint. These organic chemicals were used with cuprous oxide in order to improve the anti-fouling efficiency. Irgarol 1051 was detected in water collected at several regions of Japan and Europe, however, other chemicals were not detected in the aquatic environment. Acute toxicity of ZnPT, CuPT, Seanine-211, PyB, and Irgarol 1051 on aquatic organisms was 2~1,780 $\mu\text{g/L}$, 4.3~43.6 $\mu\text{g/L}$, 2.7~1,312 $\mu\text{g/L}$, 2.15~242 $\mu\text{g/L}$, and 0.1~12,000 $\mu\text{g/L}$, respectively. These chemicals showed the almost same acute toxicity as TBT. As these chemicals are not stable and persistent, it is suggested that the risk of alternative biocides to aquatic organisms is smaller than TBT.

Key words: TBT compound, antifouling paint, biocide, aquatic organisms, toxicity, risk assessment,

1. はじめに

船舶の保守管理および効率的な運航のためには、船底への生物の付着を防止することは不可欠であり、そのために、多くの船底防汚塗料が開発されるとともに使用されてきた。有機スズ化合物(特にトリブチルスズ化合物(以下、TBT化合物と略す)およびトリフェニルスズ化合物(以下、TPT化合物と略す)は、多種類

の生物の付着を効果的に防止することが明らかになったために、1965年頃からそれまで使用されてきた亜酸化銅にとって替わって、あるいは、防汚効果を高めるために亜酸化銅と併用して使用されるようになった(日本水質汚濁研究協会, 1986)。しかし、有機スズ化合物は、微生物により分解されにくいために、長期間水域環境に残留し、高濃度に水生生物に蓄積され、さらに水生生物に対する毒性が強いことが次第に解明された。

2002年10月3日受理 (Received on October 3, 2002)

水産総合研究センター業績 A 第32号 (Contribution No. A 32 from Fisheries Research Agency)

* 瀬戸内海区水産研究所 〒739-0452 広島県佐伯郡大野町丸石2-17-5 (National Research Institute of Fisheries and Environment of Inland Sea, Maruishi 2-17-5, Ohno, Hiroshima, 739-0452, Japan)

一方、有機スズ化合物による水域汚染が顕在化したために、使用禁止などの種々の規制・対策が検討されてきた。また、漁網への生物の付着防止のために使用されてきた漁網防汚剤も有機スズ化合物を含有するために、船底防汚塗料と同様に各種の規制がとられた。

有機スズ系船底防汚塗料や漁網防汚剤に対する規制は、①「化学物質の審査および製造等の規制に関する法律」(以下、「化審法」と略す)による有機スズ化合物の製造、輸入および販売の禁止、②国の通達などの行政指導および各種団体による使用自粛などにより行われてきた。このような国内的な規制の他に③国際海事機関海洋環境保護委員会(IMO-MEPC)では外航船舶に対する使用の禁止(世界的全廃)を検討し、2001年10月に"International Convention on the Control of Harmful Anti-fouling Systems on Ships, 2001"(有害な防汚システムの制御に関する国際条約)が採択された。

この条約では、有機スズ系船底防汚塗料の使用は2003年以降禁止されるので、防汚物質として有機スズ化合物を含有しない代替船底防汚塗料(以下、非有機スズ系船底防汚塗料と言う)が開発されている。非有機スズ系船底防汚塗料では、防汚物質として亜酸化銅の他に2-ピリジンチオール-1-オキシド亜鉛塩などの各種有機化学物質が使用される。しかし、これらの物質の水域環境における挙動や水生生物に対する有害性はほとんど明らかにされていない。

このような状況において、本稿では、①有機スズ系船底防汚塗料についてとられてきた各種規制についてまとめるとともに、②非有機スズ系船底防汚塗料および漁網防汚剤の開発動向および③新たな船底防汚塗料や漁網防汚剤に使用される防汚物質(有機化学物質)の水域環境における挙動、汚染実態および水生生物に対する有害性について既往文献情報をもとにとりまとめ検討する。さらに、これらの情報を総合的に考察して、④新たな防汚物質の水域環境に対する影響を評価するとともに、今後の問題点や研究課題などについて考察する。

2. 有機スズ系船底防汚塗料の使用規制および対策の変遷

1) 国際海事機関(IMO)海洋環境保護委員会(MEPC)による規制の検討

1980年代には、フランス海洋開発研究所(IFREMER)のAlzieu *et al.*の研究(1986, 1989)により、ビスケー湾に面したフランスのアルカション湾のカキ養殖場における養殖カキの漁獲量の減少およびカキ殻の肥厚が

TBT化合物により引き起こされることが明らかにされた。さらに、英国ブリマスの海洋研究所の研究者により巻貝(ヨーロッパチヂミボラ)の雌個体にペニス形成され、産卵が不可能となること(いわゆるインボセックス)がTBT化合物により引き起こされることが明らかにされた(Bryan *et al.*, 1986a, 1986b, 1987)。一方、地中海、ヨーロッパ、北アメリカおよびわが国の沿岸水域において海水からTBTおよびTPTが検出され、有機スズ化合物による海洋汚染が広範囲におよんでいることが確認され、IMO-MEPCでは有機スズ系船底防汚塗料の国際的な使用規制のあり方について1990年3月に開催された29回会合から検討が開始された。29回会合の審議結果を30回会合に引き継ぎ、1990年9月に開催されたIMO-MEPC第30回会合でアメリカが勧告案を提出した。さらに、1990年11月16日にアメリカ勧告案の一部を修正して決議文が採択され、暫定的な対策として以下に示した5項目の規制および対策を決定した(丸山, 1992)。

- ①船長25m以下のアルミニウム船以外の船体にはTBT化合物含有船底防汚塗料を使用しない。
- ②溶出速度が $4\mu\text{g}$ 有機スズ/ cm^2 /日以上TBT化合物含有船底防汚塗料を使用しない。
- ③塗装、塗膜除去、洗浄、サンドブラスト、あるいは廃棄物の処分作業、あるいはこれら施設からの海洋へのTBT化合物の侵入を防止するため、船舶の修理および建造施設に適する合理的管理指導書を作成する。
- ④環境に対して毒性を与えないTBT化合物含有船底防汚塗料の代替品の開発を奨励する。
- ⑤採択された対策の効果を評価するためのモニタリングを行い、かつ、他の利害関係国とモニタリングデータを共有すべく準備する。

この時点では、有機スズ系船底防汚塗料に代替できる性能の良い非有機スズ系船底防汚塗料が開発されていないために、有機スズ系船底防汚塗料の全面的な使用禁止はできなかった。すなわち、IMOは、有機スズ化合物の溶出速度が小さく水域環境に対する影響の小さい船底防汚塗料の使用を推奨するとともに、内航小型船舶への使用禁止など実施可能な対策の推進を決定した。

1996年までは新たな規制および対策は検討されなかったが、有機スズ化合物による水域環境汚染の速やかな回復が見られないことおよび防汚効果の優れた新たな非有機スズ系船底防汚塗料が開発されたために、第38回会合(1996年7月開催)では日本、オランダおよび北欧各国が共同で有機スズ系船底防汚塗料の世界的全廃の必要性を提案した(IMO, 1996)。第44回会合(2000年10月)まで審議が継続され、第21回IMO総会

(1999年11月)において①2003年1月1日以降船体への塗布を禁止し、2008年1月1日以降船体への残存を禁止するための法的拘束力のある新条約の策定、②代替塗料の開発、試験、使用の奨励および③防汚塗料の環境に対する影響の評価手順の開発および環境影響の解明のために科学的、技術的研究の促進を決定した(IMO, 1999)。

総会決議に基づき、2001年10月に開催された外交会議において、①2003年1月1日以降船体への塗布の禁止、②2008年1月1日以降船体への残存の禁止、③船体に残存するTBT系船底防汚塗料からTBT溶出の防止のためには、シーラーコートによる密封処理方法も採用できる。④条約は400トン以上の船舶に適用、⑤塗布していないことの証明及び確認方法、⑥禁止物質に追加するための要件の規定を骨子とする新条約(IMO, 2001)を採択した。25カ国あるいは世界の船腹量の25%に相当する国が批准した1年後に条約が発効する。わが国は率先して条約策定を推進してきた経緯から判断すると、国内法の制定後速やかに条約を批准すると考えられる。

2) 「化審法」による規制

「化審法」は化学物質の有害性を製造に先立ち調査し、その有害性の評価、審査に合格した化学物質の製造を許可する制度である。化学物質の微生物による分解性、魚類による蓄積性、変異原性、染色体異常および哺乳動物に対する毒性が評価される。新たに開発する化学物質(新規化学物質)の有害性は開発者により試験、調査されるが、「化審法」が制定される以前に開発されていた化学物質(既存化学物質)の有害性は国によって調査される。既存化学物質である有機スズ化合物の有害性は、水域汚染が顕在化したために緊急に試験、調査された。この結果、酸化トリブチルスズ(TBTO)は、微生物により分解されない難分解性物質であり、魚類による蓄積性が高く、さらに、哺乳動物に対する毒性も強いために1990年に第1種特定化学物質に指定され、製造、輸入および販売が禁止された。一方、TBTO以外のTBT化合物およびTPT化合物は、微生物により速やかに分解せず、哺乳動物に対して毒性を有するものの、魚類により高濃度には蓄積されないと評価されたために1990年に第2種特定化学物質として指定され、厳しい管理のもとに使用されている(山田, 1999)。

3) 行政指導および業界による自主規制

水産庁は有機スズ含有漁網防汚剤の使用量が増大してきたために、1972年に有機スズ化合物を含有する船

底防汚塗料および漁網防汚剤の使用自粛を長官通達により求めた。また、1985年に実施した環境庁の調査(環境庁, 1986)により瀬戸内海で漁獲されたスズキから $0.6 \sim 1.7 \mu\text{g TBTO/g}$ の高濃度のTBT化合物が検出されたために、1986年には再度使用自粛の通達を発した。水産庁の使用自粛を達成するために、全国漁業協同組合連合会は、1987年に有機スズ含有漁網防汚剤の使用禁止を決議し、業界を指導した。また、水産庁は1989年にはTBT化合物のみならずTPT化合物を含有する船底防汚塗料および漁網防汚剤の使用自粛の通達を発した(山田, 1999)。

運輸省は、IMO-MEPCにおける審議を尊重し、1990年10月に内航船舶への有機スズ系船底防汚塗料の塗布を禁止することを通達した。

日本塗料工業会は、「化審法」により有機スズ化合物が第1種あるいは第2種特定化学物質に指定されたことおよびIMO決議を尊重し、また、政府の行政指導の目的を達成するために1990年頃から船底防汚塗料への有機スズ化合物の使用を削減するとともに、非有機スズ系代替船底防汚塗料の開発を開始した(IMO-MEPC, 1997)。また、ヨーロッパの化学工業界においても有機スズ系代替防汚塗料の開発を目指し、代替防汚物質の水域生態系に対するリスク評価の研究を開始した(IMO-MEPC, 1998)。

3. 船底塗料

船底塗料は、①船体の防食を阻止するための防食性のすぐれたさび止め塗料、②船体への水生生物の付着を防ぐための船底防汚塗料および③乾湿交互の悪条件下で水線部を保護する水線塗料に区分される(中尾, 1988)。本稿で述べる船底防汚塗料は、塗膜から海水へ防汚物質を溶出させることにより船体外板に接する海水中の水生生物を忌避あるいは死滅させるために使用される。したがって、その効果を長期間持続させる必要があり、防汚物質の種類と量並びにその溶出機構を改良した多種類の船底防汚塗料が開発された(中尾, 1988)。

船舶の航行水域により付着生物の種類と生物量が異なるために、効果的な防汚効果を得るためには、防汚物質の溶出速度が異なる種々の船底防汚塗料が選定される。外航船や遠洋漁船は、付着生物の生息密度が低い外洋域を航行するので生物が付着する機会は少ない。しかし、入ドック間隔が長く、船底の保守管理が困難なために、船底塗料の防汚性能を長期間持続させる必要がある。したがって、一般的に比較的防汚物質の溶出速度が小さい船底防汚塗料が外航船には使用される。一方、プレジャーボートや小型漁船は、通常生物が付

着しやすい汚染された水域に係留される。また、船底の保守管理が容易なために防汚効果を長期間持続させる必要がないので、溶出速度の大きい船底防汚塗料が使用される。

1) 既存の船底防汚塗料

(1) 構成成分

船底防汚塗料は、展色剤（塗膜形成樹脂）、着色顔料、防汚物質および溶剤から構成される（中尾, 1988）。塗膜形成樹脂として、ロジン、ビニル樹脂、塩化ゴム、合成ゴム、れき青質およびアクリル樹脂が使用される。用いた展色剤の種類により防汚物質の溶出機構など船底防汚塗料の特性および性能は著しく異なる。

船底防汚塗料に使用される防汚物質は、無機系防汚物質と有機系防汚物質に分類される。無機系および有機系防汚物質の代表的な物質は、それぞれ亜酸化銅および有機スズ化合物である。酢酸トリフェニル鉛などの有機鉛化合物、ジチオカーバメート系などの殺菌剤、有機砒素化合物および有機水銀化合物も過去の一時期に使用されたが、人体への毒性も強く、労働安全衛生の立場から現在では使用されていない。種々の生物の付着を阻止し、その防汚効果を長期間持続させるために、通常数種の防汚物質（例えば、亜酸化銅と有機系防汚物質）を併用している。

(2) 防汚物質の溶出機構

船底防汚塗料塗膜を海水に浸した時に防汚物質が海水中に溶出し、塗膜面に近接する海水中に防汚物質の高濃度層が形成される。その濃度を付着生物の付着を阻止する濃度以上に維持できれば塗膜に防汚性が得られ、濃度が低いときには汚損が見られる。また、防汚物質が必要以上に溶出すれば、防汚の目的は十分に達成されるが、防汚物質の消費が多くなり、塗料の有効期間が著しく短縮される。したがって、防汚効果を長期間持続させるために、多くの溶出機構が開発された。溶出機構は、Fig. 1に示したように4種類に大別される（中尾, 1988）。

(a) 溶解マトリックス形 (Soluble matrix type): 塗膜中の塗膜形成樹脂が海水中に溶解するに当たって新しい防汚物質が露出し、防汚物質が海水中に溶出する。この形の塗料は、防汚物質含有量を高濃度にする必要がなく、また、塗膜表面に隙間なく防汚剤粒子を分散させる必要がないことなどの多くの利点を有する。塗膜形成樹脂の主成分はロジンであり、ロジンの主要構成成分であるアビエチン酸は、微アルカリ性の海水中に溶解する。アビエチン酸イオンは海水中のカルシウムおよびマグネシウムイオンと反応し、不溶性の金属石鹸を形成する。金属石鹸が塗膜上に形成されると、ロジンが溶解せず、防汚物質の溶出量も減少する。

(b) 接触形(不溶解マトリックス形)(Contact type): 防汚物質が不溶解マトリックス（不溶性塗膜形成樹脂）の間隙を通して溶出するため、高濃度の防汚剤を含有し、塗膜中で相互に接触し、一つの防汚物質粒子が溶解すれば次の防汚物質粒子が海水に触れ、マトリックスが溶解しなくても、内部の防汚物質が海水中に溶解する。塗膜形成樹脂にはビニル樹脂あるいは塩化ゴム樹脂が主に使われる。溶出した後には塗膜形成樹脂が殻状あるいは蜂の巣状 (polymer skeleton) に残るために、不溶解マトリックスと言われる。使用される防汚物質は一般的に亜酸化銅である。

(c) 拡散形 (Diffusion type): ビニル樹脂、アクリル樹脂、合成ゴム等を塗膜形成樹脂とし、この樹脂マトリックス中に有機系防汚物質、主として有機スズ化合物が分散される。有機スズ化合物は樹脂中で固溶体を形成し、塗膜全体に一樣に分布する。防汚物質が塗膜表層より海水中に溶出すると、残存する防汚物質は塗膜層で均一濃度を保持するようマトリックス内を表層に向かって拡散し、順次表層から海水中へ溶出する。

(d) セルフポリッシング形 (自己研磨形) (Self polishing type): 有機金属イオンと有機カルボン酸から合成した水崩壊性モノマーは、アクリル、ビニル、ポリエステルやエポキシで構成される樹脂モノマーと共重合される (Fig. 2)。このようにして合成されたポリマーは通称オルガノメタリックポリマーと称され、現在実用化されているのは、有機金属イオンとして有機スズ化合物を用いるトリブチルスズメタクリレート共重合体である。いわゆる、最も一般的に使用されていた有機スズ系船底防汚塗料である。

トリブチルスズメタクリレート共重合体は、弱アルカリ性の海水中でFig. 3に示したように加水分解され、防汚活性を持つTBTイオンを放出する。主鎖のアクリルポリマーにはカルボン酸が残り、海水中的のカチオンと結合してナトリウム塩等となり水溶性が増大する。したがって、海水中で加水分解されると塗膜を形成するポリマーは、表層から次第に崩壊研磨され、絶えず新しい塗装表面が海水と接する (Fig. 3)。

溶解マトリックス形、接触形および拡散形の塗料からの防汚物質の溶出量は、塗装直後に大きく、時間の経過とともに低下する。これらの溶出機構を有する防汚塗料では、生物の付着を阻止するために必要な量の防汚物質の溶出の持続は、長くて2年未満であると報告されている（中尾, 1988）。一方、2年間運航した船舶のセルフポリッシング形塗料の塗膜を観察した結果では、2年経過後も塗装直後と同様な状態の塗膜が観察され、防汚効果のあることが明らかであった。防汚効果が長期間期待できることの他に、塗膜樹脂がス

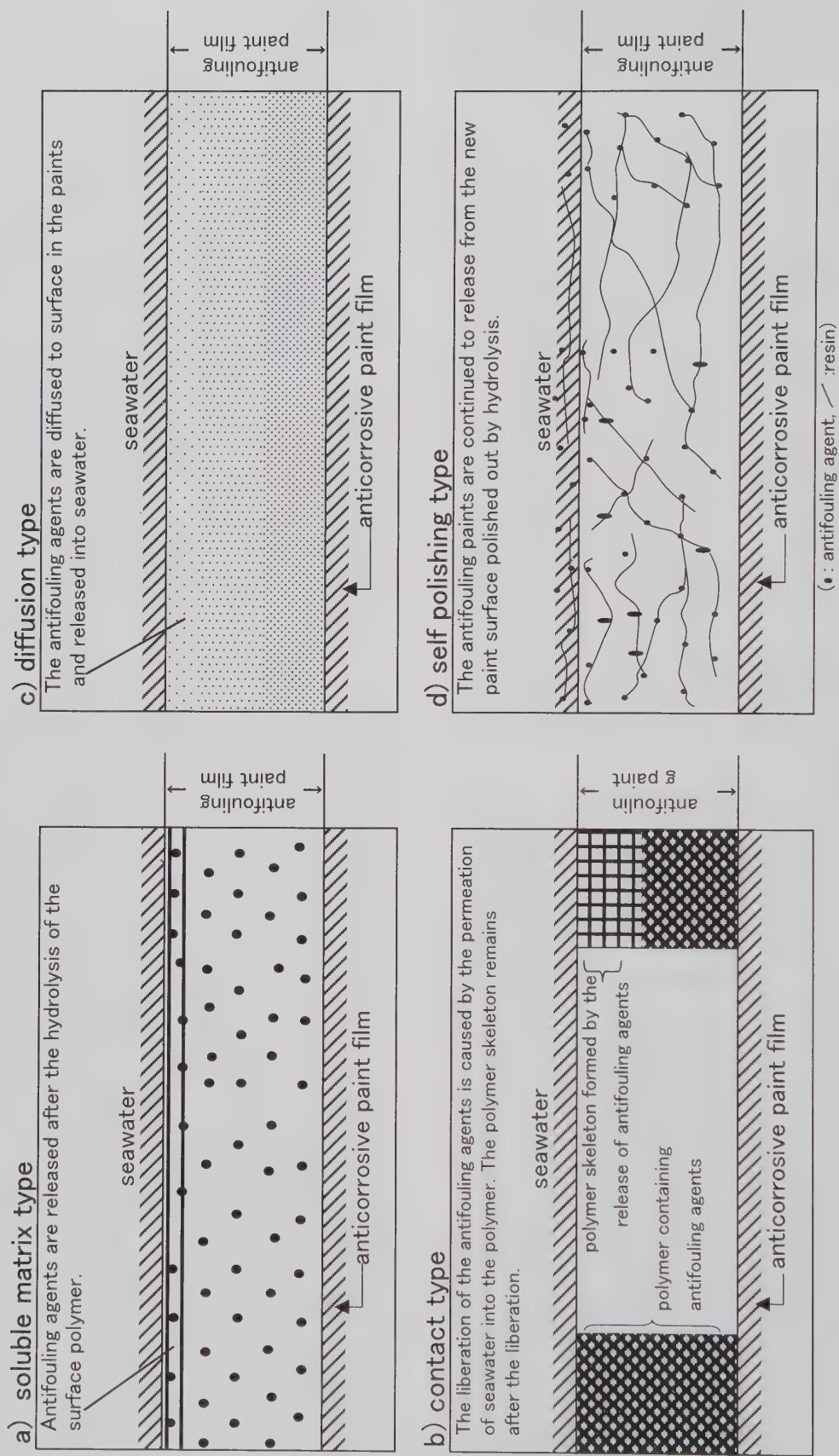


Fig. 1. The release mechanisms of the antifouling agents from the paint films

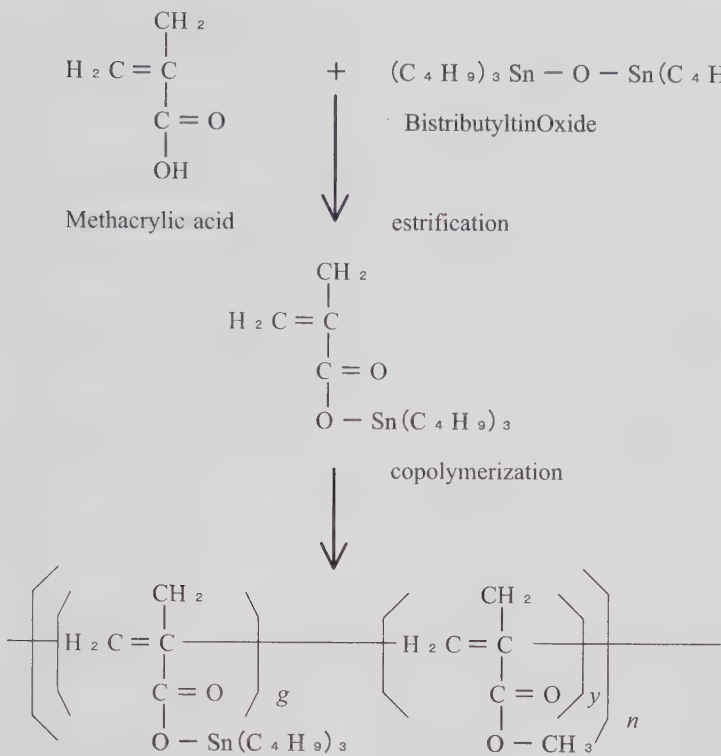


Fig. 2. Synthesis of tributyltin methacrylate copolymer

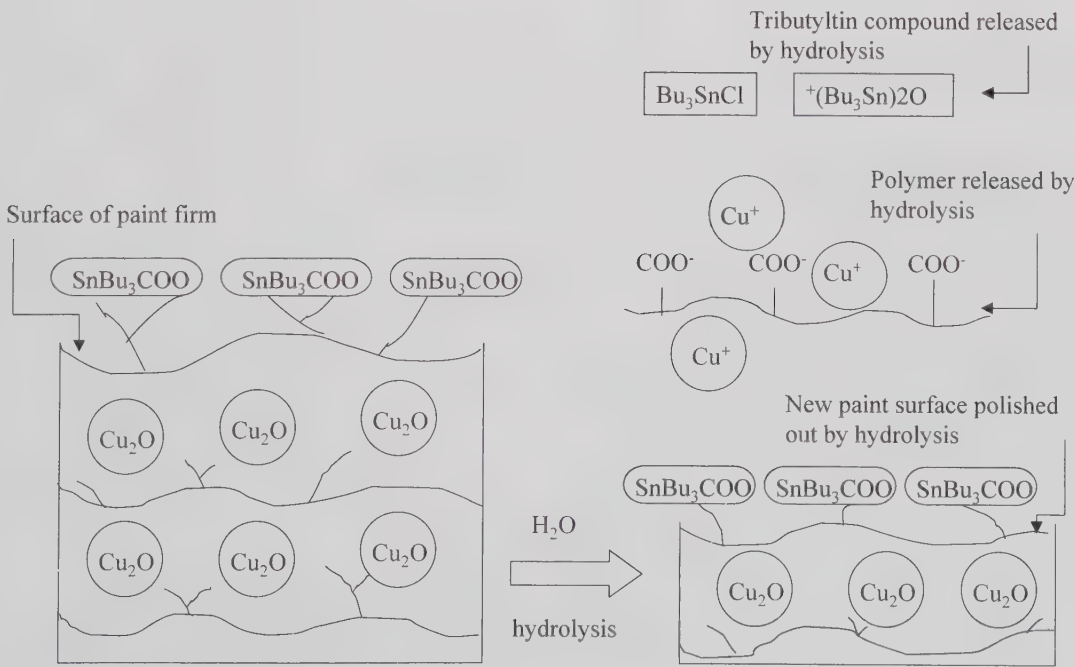


Fig. 3. The release mechanisms of the antifouling agents from the TBT containing selfpolishing type paint

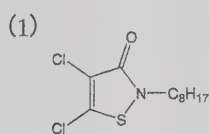
ケルトンとして残存しないために、接触形や拡散形防汚塗料に比較して船舶の保守管理が容易であるためにセルフポリッシング形船底防汚塗料が広く普及した。

2) 非有機スズ系代替船底防汚塗料

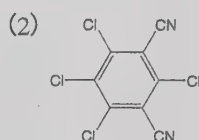
有機スズ化合物に替わる防汚物質としてFig. 4 に示すような有機化合物 (清田, 1998) の防汚性能が検討された (日本造船研究協会, 1993)。現在、開発が進められている船底防汚塗料は、2-ピリジンチオール-1-オキシド亜鉛塩 (以下亜鉛ピリチオンあるいはZnPTと略す)、2-ピリジンチオール-1-オキシド銅塩 (以下銅ピリチオンあるいはCuPTと略す)、4,5-ジクロロ-2-n-オクチル-3 (2H) イソチアゾリ

ン (以下Seanine-211と略す)、ピリジントリフェニルボラン (以下PyBと略す) および2-メチルチオ-4-tert-ブチルアミノ-6-シクロプロピルアミノ-s-トリアジン (以下イルガロール1051と略す) を防汚物質として含有する塗料である。これらの防汚物質の中には「化審法」で指定化学物質に指定される物質も含まれ、水生生物に対する毒性が危惧される。

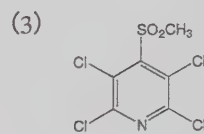
これらの防汚物質は亜酸化銅と併用する場合が多いが、PyBに含有されるホウ素と銅との間に反応が起こるために、PyBと亜酸化銅を併用することができない。また、ZnPTと亜酸化銅が共存すると亜鉛と銅との間に置換反応が起こり、船底防汚塗料からはCuPTが溶出し、水生生物に対する毒性も変化することが考えら



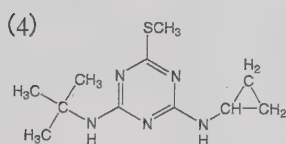
4,5-dichloro-2-n-octyl-3-isothiazolone



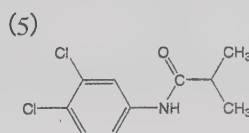
2,4,5,6-tetrachloro-isophthalonitrile



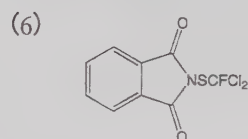
2,3,5,6-tetrachloro-4-(methylsulfonyl)pyridine



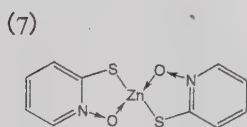
2-methylthio-4-t-butylamino-6-cyclopropylamino-s-triazine



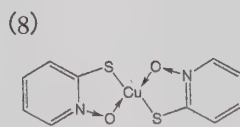
3,4-dichlorophenyl-N,N-dimethylurea



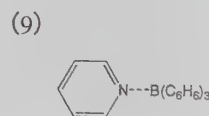
N-(fluorodichloromethylthio)phthalimide



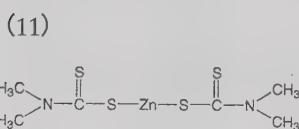
Bis-(1-hydroxy-2(1H)-pyridinethionate-O,S) zinc



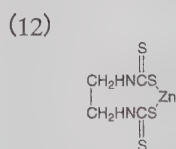
Bis-(1-hydroxy-2(1H)-pyridinethionate-O,S) copper



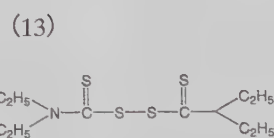
Pyridinetriphenylboron



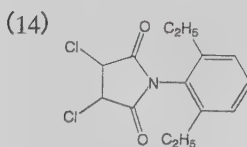
Zinc dimethyl dithiocarbamate



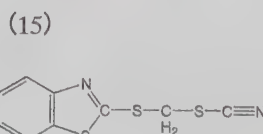
Zinc ethylenebisdithiocarbamate



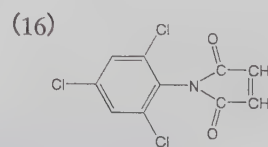
Tetraethyl thiramdisulfide



2,3-dichloro-N-(2,6-diethylphenyl) maleimide



2-(thiocyanatomethylthio) benzothiazole



N-(2,4,6-trichlorophenyl) maleimide

Fig. 4. Biocide chemicals used in the alternative TBT-free antifouling ship paints and antifouling agents for fishing net

れる。

防汚物質としてZnPTを含有する船底防汚塗料は、展色剤（高分子系の樹脂）（10～20%）、着色顔料（1～5%）、溶剤（20～30%）、亜酸化銅（20～40%）およびZnPT（1～5%）で構成される。防汚効果は亜酸化銅と有機化学物質（ZnPTなど）により発揮されるが、亜酸化銅を併用することにより水生生物に対する有害性が危惧される有機化学物質の使用量を低減し、代替防汚塗料の水域環境に対するリスクを小さくするように設計されている。これら非有機スズ系代替船底防汚塗料は、自己研磨型樹脂中に防汚物質（ZnPTおよび亜酸化銅）を分散させており、自己研磨型防汚塗料に分類される。塗料樹脂の崩壊研磨により防汚物質が海水と接触すると海水中に溶解する溶出機構、いわゆる、自己研磨形溶出機構により防汚物質の溶出が長期間持続するように設計されている。

4. 漁網防汚剤

漁網防汚剤の防汚物質として有機スズ化合物が使用されてきたが、有機スズ化合物の有害性が解明され、さらに水域汚染が顕在化したためにその使用が禁止され、代替防汚物質を含有する漁網防汚剤が開発されている。防汚物質としてFig. 4に示した物質が使用されているが、船底防汚塗料と同様に「化審法」により指定化学物質に指定される物質も含まれ、水生生物に対する毒性が危惧される。

長期間防汚効果を持続させる必要性から防汚物質を長期間にわたって少量ずつ溶出させる船底防汚塗料と異なって、漁網防汚剤は短期間に多量の防汚物質を溶出させ、その効果を短期間に集中的に発揮させるように設計されている。この目的のために、展色剤が船底防汚塗料と異なり、一般的にロジン（木材の樹脂の抽出物）と合成樹脂複合体、加水分解形あるいは溶解形の合成樹脂およびシリコン油を用いる場合が多い。船底防汚塗料は長期間防汚効果を持続させるために一般的に厚く塗布するのに対し、漁網防汚剤は漁網の柔軟性を確保するために通常薄く塗布される。したがって、塗膜からの溶出速度は船底防汚塗料とは異なるが、その溶出機構はFig. 1に示した溶出機構（溶解マトリックス形、接触形および拡散形）を採用していることが多い。

対象とする漁網により使用する防汚物質は異なり、防汚物質の溶出速度は一般的に魚類養殖用漁網に比較して定置網で小さく、定置網で使用する漁網防汚剤の防汚効果は魚類養殖用漁網防汚剤より長期間持続するように設計されている。

5. 代替防汚物質の物理化学的性状

非有機スズ系船底防汚塗料及び漁網防汚剤に使用される代替防汚物質の物理化学的性状および毒性をTable 1に一覧表として示した（日本造船研究協会、1993）。これらの物質は、Seanine-211を除くと、オクタノール・水分配係数（log Pow）は小さいために、一般的に水生生物への蓄積性は小さく、水域環境に長期間残留する可能性の小さい物質が選定されている。

水域環境における挙動についての詳細は明らかでないが、2,3-ジクロロ-N-（2,6-ジエチルフェニル）マレイミドが水中では速やかに加水分解すること、イルガール1051が微生物により2-メチルチオ-4-tert-ブチルアミノ-6-アミノ-s-トリアジン（以下M1と略す）へ分解されることが報告されている（Okamura *et al.*, 2000a）。また、ZnPTおよびCuPTは光分解を受け、ピリジンスルホン酸へ分解されと考えられている。このように、比較的水中で変化しやすい物質が選定されており、塗料から溶出した防汚物質がその効果を発揮した後に速やかに毒性の低い変化物に変化することにより、水生生物や水域生態系に対する影響を低減させるように配慮されている。

これらの物質の詳細な毒性データは入手できないが、哺乳動物に対する経口毒性試験では無作用量（NOEL）が1～20mg/kg/dayと報告されており、毒性の強い物質であると考えられる。また、Seanine-211、CuPTおよびPyBが「化審法」により指定化学物質に指定されている。

6. 代替防汚物質の水生生物に対する有害性

1) イルガロール1051

イルガロール1051およびその分解生成物であるM1の各種水生生物に対する急性毒性を既往文献を用いて整理し、Table 2にまとめて示した。細菌の増殖に対する影響は50mg/Lでも認められなかった。甲殻類に対する24h LC50値および遊泳阻害濃度（48h EC50）は、それぞれ、5,700～12,000 $\mu\text{g/L}$ および8,100 $\mu\text{g/L}$ であった。カキ幼生の生残に対する影響濃度（48h LC50）は3,200 $\mu\text{g/L}$ と報告されており、また、魚類に対する96h LC50はニジマスの790 $\mu\text{g/L}$ からゼブラフィッシュの4,000 $\mu\text{g/L}$ の範囲である。これらの急性毒性値はOECDの生態毒性分類基準（OECD, 1996）に準拠するとtoxicに該当する。一方、微細藻類の増殖阻害を指標とした影響濃度（EC50）は0.1～2.3 $\mu\text{g/L}$ 、スサビノリの孢子の発芽や生長を指標とした影響濃度（96h EC50）はそれぞれ4.1および0.6 $\mu\text{g/L}$ 、また、アラメ

Table 1. Physicochemical property and toxicity of chemicals used in the alternative TBT-free ship paints and antifouling agent for fishing nets

No	Chemicals	Physicochemical propertyi	Toxicity
1	4,5-dichloro-2-n-octyl-3-isothiazolone (Seanine-211) (CasNo. 64359-81-5)	brown solid, m.p.: ca40°C, log Pow: 4.5, non degradation	48h LC50(fish): 0.028mg/L, BCF: 400~1200, mutagenicity: negative, oral toxicity(mammal): NOEL 20mg/kg/day
2	2,4,5,6-tetrachloro-isophthalonitrile (Chlorothalonil)	white powder, m.p.: 250°C, log Pow: 2.89	96h LC50(fish): 0.078mg/L, 96h LC50(shrimp):0.274mg/ mutagenicity: negative, oral toxicity(mammal): NOEL 8mg/kg/day
3	2,3,5,6-tetrachloro-4-(methylsulfonyl) pyridine	powder, m.p.: 152°C, log Pow: 2.02	96h LC50(fish): 0.76mg/L, mutagenicity: negative, acute toxicity(oral): LD50>1,500mg/kg
4	2-methylthio-4-t-butylamino-6-cyclopropyl-amino-s-triazine (Irgarol 1051) (CasNo. 28159-98-0)	yellow powder,m.p.:130~133°C, log Pow: 3.9	96h LC50(fish): 3.1mg/L, 96h LC50(shrimp): 0.44mg/L, 72hEC50(micro algae): 0.0014mg/g, mutagenicity: positive,D20:60mg/L, oral toxicity(mammal): NOEL 8mg/kg/day
5	3,4-dichloro phenyl-N,N-dimethyl urea (CasNo. 00330-54-1)	white solid, m.p.: 158~159°C, log Pow: 2.82	48h LC50(fish): 3.5mg/L, mutagenicity: negative, acute toxicity(oral): LD50 4,150mg/kg
6	N-(fluoro dichloro methylthio)phthal imide (CasNo. 00719-96-0)	white solid, m.p.: ca145°C	48h LC50(fish): 2mg/L, acute toxicity(oral): LD50 2,900mg/kg
7	Bis-(1-hydroxy-2(1H)-pyridine thionate-O,S) zinc (ZnPT) (CasNo. 13463-41-7)	white solid, b.p.: 240°C(degradation), log Pow: 0.91, water solubility: 4mg/L(seawater), 6mg/L(distilled water)	96h LC50(fish): 0.016mg/L, mutagenicity: positive, D20: 1.17mg/L, oral toxicity (mammal): NOEL 11.0mg/kg/day
8	Bis-(1-hydroxy-2(1H)-pyridine thionate-O,S) copper(CuPT) (CasNo. 14915-37-8)		
9	Pyridine triphenyl boron (PyB) (CasNo. 00971-66-4)	white powder, m.p.: 210°C, log Pow: 1.5, water solubility: <10mg/L	LC50(fish): 0.7mg/L, mutagenicity: negative, oral toxicity (mammal): NOEL 1 mg/kg/day
10	Cuprous oxid		
11	Zinc dimethyl dithiocarbamate (Ziram) (CasNo. 00137-30-4)	white powder, m.p.: 210°C, water solubility: 65mg/L, log Pow: 1.23	48h LC50(fish): 0.5~1.0mg/L, mutagenicity: positive, D20: 2.4mg/L, acute toxicity(oral): LD50 1,400mg/kg
12	Zinc ethylene bisdithio carbamate (Zineb) (CasNo. 12122-67-7)	powder, log Pow: 0.992	48h LC50(fish): >40mg/L, mutagenicity: negative, acute toxicity(mammal, oral): LD50 5,200mg/kg
13	Tetraethyl thiram disulfide (CasNo. 97-77-8)	white powder, m.p.:>65°C	acute toxicity(mammal, oral): LD50>5,000mg/kg
14	2,3-dichloro-N-(2,6-diethylphenyl)malei-mide (CasNo. 56746-18-0)	easily hydrolyzed in water	
15	2-(thiocyanato methylthio)benzothiazole		
16	N-(2,4,6-trichlorophenyl)maleimide	white or yellow powder, m.p.: 130~131.5°C, log Pow: 1.5 (hydrolytic materials)	toxicity of hydrolyzed material 48h LC50(fish): 49mg/L, mutagenicity: positive, D20: 334mg/L, oral toxicity(mammal): NOEL 20mg/kg/day

Table 2. Acute toxicity of Irgarol 1051 and its biodegradation products (M1) to aquatic organisms

Aquatic organisms		Endpoint	Toxicity index	Acute toxicity ($\mu\text{g/L}$)		Reference
Class	Species			Irgarol 1051 ^{*1}	M1 ^{*2}	
Bacteria	<i>Vibrio fischeri</i>	bioluminescence	30min. EC50	>50,000	>50,000	Okamura <i>et al.</i> (2000a)
Micro algae	<i>Selenastrum capricornutum</i>	biomass growth rate	72h EbC50	1.6	19	Okamura <i>et al.</i> (2000a)
	<i>Selenastrum capricornutum</i>		72h ErC50	2.3	46	Okamura <i>et al.</i> (2000a)
	<i>Senedesmus</i> sp.		72h EC50	1.4		Cibba-Geigy (1995)
	<i>Raphidocelis subcapitata</i>		EC50	1		Cibba-Geigy (1995)
	<i>Anabaena flos-aquae</i>		EC50	2		Cibba-Geigy (1995)
	<i>Navicula pelliculata</i>		EC50	0.1		Cibba-Geigy (1995)
	<i>Skeletonema costatum</i>		EC50	0.4		Cibba-Geigy (1995)
Seaweed	<i>Porphyra yezoensis</i>	conchospore survival	96h LC50	5,000	6,500	Okamura <i>et al.</i> (2000b)
		conchospore germination	96h EC50	4.1	130	Okamura <i>et al.</i> (2000b)
		conchospore growth	96h EC50	0.6	17	Okamura <i>et al.</i> (2000b)
	<i>Eisenia bicyclis</i>	gametophyte growth	96h EC50	5.9	>32	Okamura <i>et al.</i> (2000b)
Crustacean	<i>Daphnia magna</i>	lethality	24h LC50	16,000	17,000	Okamura <i>et al.</i> (2000a)
			48h LC50	8,300	11,000	Okamura <i>et al.</i> (2000a)
	<i>Daphnia pulex</i>	lethality	24h LC50	5,700	27,000	Okamura <i>et al.</i> (2000a)
	<i>Thamnocephalus platyurus</i>	lethality	24h LC50	12,000	19,000	Okamura <i>et al.</i> (2000a)
	<i>Daphnia magna</i>		48h EC50	8,100		Cibba-Geigy (1995)
	<i>Mysidopsis bahia</i>	lethality	96h LC50	40		Hall Jr. <i>et al.</i> (1999)
	<i>Artemia salina</i>	lethality	24h LC50	>4,000	>4,000	Okamura <i>et al.</i> (2000a)
Mussel	oyster larvae	lethality	48h LC50	3,200		Cibba-Geigy (1995)
Fish	<i>Cyprinodon variegatus</i>	lethality	96h LC50	3,500		Hall Jr. <i>et al.</i> (1999)
	<i>Brachydanio rerio</i>	lethality	96h LC50	4,000		Cibba-Geigy (1995)
	<i>Oncorhynchus mykiss</i>	lethality	96h LC50	790		Hall Jr. <i>et al.</i> (1999)
	<i>Menidia beryllina</i>	lethality	96h LC50	1,580		Hall Jr. <i>et al.</i> (1999)
	<i>Lepomis macrochirus</i>	lethality	96h LC50	2,600		Hall Jr. <i>et al.</i> (1999)

*¹ : 2-methylthio-4-t-butylamino-6-cyclopropylamino-s-triazine, *² : 2-methylthio-4-t-butylamino-6-amino-s-triazine

の遊走子の生長に対する影響濃度 (96h EC50) は5.9 $\mu\text{g/L}$ と報告されている。微細藻類および大型藻類に対する影響濃度は著しく低く、植物に対して毒性の強いことが明らかである。イルガロール1051は化学構造がトリアジン系除草剤に類似するために、その毒性が甲殻類や魚類などの水生動物よりは微細藻類や大型藻類、いわゆる植物に対して強く発現することは妥当な結果であると考えられる。

イルガロール1051の分解生成物 (M1) の微細藻類の生長に対する影響濃度 (72h EC50)、大型藻類の胞子の発芽や生長に対する影響濃度 (96h EC50) および甲殻類の生残に対する影響濃度 (24h LC50)は、Table 2 に示したように、それぞれ、19~46 $\mu\text{g/L}$ 、17~130 $\mu\text{g/L}$ および17,000~27,000 $\mu\text{g/L}$ と報告されている。Okamura *et al.* (2000a) により甲殻類 (ミジンコ類) に対する急性毒性が調べられ、半数致死濃度は5,700~16,000 $\mu\text{g/L}$ であったと報告されている。M1の急性毒性値はイルガロール1051のそれよりは1オーダー大きく、イルガロール1051は分解されると毒性が低下することが明らかにされた。しかし、オオミジンコに対するM1の急性毒性値は、OECDの毒性分類に準拠すれば、toxicあるいはharmfulに相当する。微細藻類や大型海藻に対する毒性値はオオミジンコよりさらに小さく、水生生物に対する毒性はイルガロール1051と同様に強いと考えられる。

イルガロール1051の水生生物に対する慢性毒性はTable 3 に示したように情報が著しく乏しい。信頼できるデータとしてニジマスの受精卵から仔魚の初期生活段階毒性試験の結果があるにすぎない。ふ化後60日間の試験期間における仔魚の成長を指標とすると、無影響濃度は4.02 $\mu\text{g/L}$ であったと報告されている。ふ化後24時間以内のニジマス仔魚を用いた試験 (Okamura *et al.*, 2002) では、28日LC50は88 $\mu\text{g/L}$

であった。この毒性試験はエンドポイントとして生残率を用いていることを除けば、初期生活段階毒性試験に類似する。また、得られた毒性値は、Hall *et al.* (1999) が測定したイルガロール1051のニジマスに対する慢性毒性値 (4.02~260 $\mu\text{g/L}$) の範囲内であるので慢性毒性値を示すと考えられる。ニジマスに対する慢性毒性値と急性毒性値 (96h LC50: 790 $\mu\text{g/L}$) と比較すると、イルガロール1051の急性/慢性毒性比は3~10²の範囲であった。この急性/慢性毒性比は他の多くの化学物質のそれ (田端, 1979, 若林, 1998) と同レベルであり、イルガロール1051が水生生物に対して他の多くの化学物質と同様な慢性毒性を有すると考えられる。

2) 亜鉛ピリチオンおよび銅ピリチオン

ZnPTおよびCuPTの水生生物に対する急性毒性のデータはTable 4 に示したように非常に乏しい。ZnPTの急性毒性は、微細藻類生長阻害、オオミジンコ遊泳阻害および魚類の生残を指標とするとそれらの毒性値は、それぞれ、28 $\mu\text{g/L}$ 、29~34 $\mu\text{g/L}$ および2.6~400 $\mu\text{g/L}$ と報告されている。一方、CuPTの微細藻類の増殖、オオミジンコ遊泳阻害および魚類の生残に対する急性毒性は、それぞれ、2.8~35 $\mu\text{g/L}$ 、22 $\mu\text{g/L}$ および4.3~11 $\mu\text{g/L}$ であった。毒性データが乏しいために明確ではないが、魚類に対する急性毒性はZnPTよりCuPTで強い傾向が認められる。また、ZnPTの魚類に対する急性毒性は海産魚 (マダイやシープヘッドミノー) より淡水魚 (ニジマスおよびファットヘッドミノー) で強い傾向が認められる。これらZnPTおよびCuPTの毒性データをOECDの分類基準 (OECD, 1996) に適応させて評価するといずれもvery toxic に該当し、ZnPTおよびCuPTの水生生物に対する毒性は著しく強いことが示唆される。

Table 3. Chronic toxicity of Irgarol 1051 to shrimp and fish

Aquatic organisms		Endpoint	Exposure period	Chronic toxicity (NOEC: $\mu\text{g/L}$)	Reference
Class	Species				
Crustacean	<i>Mysidopsis bahia</i> shrimp	growth	28day	110(LOEC: 260)	Hall Jr. <i>et al.</i> (1999)
		survival	28day	260(LOEC: 490)	Hall Jr. <i>et al.</i> (1999)
Fish	<i>Oncorhynchus mykiss</i>	hatchability		184	Hall Jr. <i>et al.</i> (1999)
		survival	60day after hatch	184	Hall Jr. <i>et al.</i> (1999)
		growth	60day after hatch	4.02(LOEC:9.14)	Hall Jr. <i>et al.</i> (1999)
		reproduction	28 day	260(LOEC:490)	Hall Jr. <i>et al.</i> (1999)
	<i>Oncorhynchus tshawytscha</i>	LC50	28 day	88	Okamura <i>et al.</i> (2002)

NOEC: no observed effect concentration. LOEC: lowest observed effect concentration.
Irgarol 1051: 2-methylthio-4-t-butylamino-6-cyclopropylamino-s-triazine

ZnPTは魚類の初期発生過程に著しく影響し、受精卵からZnPTに暴露した初期生活段階毒性試験でふ化仔魚に脊椎骨湾曲の奇形を引き起こすことが確認された(Goka, 1999)。奇形誘発を指標としたZnPTの影響濃度(EC50)はメダカで $5\mu\text{g/L}$ 、ゼブラフィッシュで $9\mu\text{g/L}$ であったと報告されている。ニジマス仔魚を用いたOkamura *et al.* (2002)の研究では、ZnPT及びCuPTの28日LC50は、それぞれ、 $4.6\mu\text{g/L}$ および $1.3\mu\text{g/L}$ であった(Table 5)。ZnPTおよびCuPTともに魚類に対する慢性毒性が強い傾向が示唆された。

ZnPTおよびCuPTは分解を受けるとピリジンスルホン酸に変化すると考えられる。ピリジンスルホン酸の微細藻類、甲殻類、二枚貝および魚類に対する急性毒性値は、Table 4に示すように、それぞれ、 28.9mg/L 、 $71.6\sim>122\text{mg/L}$ 、 85.6mg/L および $57.1\sim>127\text{mg/L}$ と報告されている。毒性値はZnPTあるいはCuPTに比較して1,000倍大きく、ZnPTおよびCuPTは水域環境で分解を受けるとその毒性は低下すると考えられる。

3) PyBおよびSeanine-211

PyBは船底防汚塗料の防汚物質として使用するために近年開発された化学物質である。したがって、水生生物に対する有害性に関する情報は非常に乏しい。Table 4に示したように、微細藻類、クルマエビおよびマダイに対する急性毒性が報告されているにすぎない。珪藻スケルトネマに対する72h EC50、クルマエビに対する96h LC50およびマダイに対する96h LC50は、それぞれ、 $2.15\mu\text{g/L}$ 、 $149\mu\text{g/L}$ および $242\mu\text{g/L}$ である。ZnPTやCuPTより急性毒性は弱いものの、OECDの分類基準に準拠すればvery toxicに該当する毒性を示し、水生生物や水域生態系に対する影響が危惧される。

ニジマス仔魚の長期飼育によるPyBの28日LC50は、Table 5に示すように $42\mu\text{g/L}$ であった(Okamura *et al.*, 2002)。CuPTおよびZnPTの28日LC50に比較すると毒性の弱いことは明らかであった。この試験では、エンドポイントとして生残率を用いているために、得られた毒性値はいわゆる成長抑制をエンドポイントとする初期生活段階毒性試験で得られる毒性値に比較すると大きい値であると考えられる。しかし、PyBのマダイに対する急性毒性値($242\mu\text{g/L}$)に比較するとその毒性はさらに強く、慢性的な毒性が危惧される。

Seanine-211の急性毒性は植物プランクトンで $13.9\sim32.0\mu\text{g/L}$ 、甲殻類で $4.7\sim1,312\mu\text{g/L}$ 、二枚貝 $850\mu\text{g/L}$ 、魚類で $2.7\sim20.5\mu\text{g/L}$ であった(Table 4)。二枚貝およびカニに対する急性毒性は、それぞれ、 $850\mu\text{g/L}$ および $1,312\mu\text{g/L}$ であり、他の生物に比べて毒性は弱かった。カニおよび二枚貝を除くと、その毒性はZnPT、

CuPTおよびPyBと同程度であり、水生生物に対する毒性は強く、OECDの分類基準ではvery toxicに分類される。

Seanine-211のオオミジンコおよびシープヘッドミノーに対する慢性毒性(Table 5)は、それぞれ、 $1.2\mu\text{g/L}$ および $6.0\mu\text{g/L}$ であった。一方、ニジマス仔魚に対する28日LC50は $14\mu\text{g/L}$ (Okamura *et al.*, 2002)であり、魚類に対する慢性毒性はCuPTおよびZnPTに比べると弱いPyBよりは強い毒性を示した。シープヘッドミノーにおける急性/慢性毒性比は約3と計算される。一方、ニジマスを用いた試験では、慢性毒性値(Okamura *et al.*, 2002)より小さい96hLC50($2.7\mu\text{g/L}$)(Shade *et al.*, 1994)が報告されており、毒性の全貌を解明するためにはさらに詳細な研究が必要である。

代替防汚物質の水生生物に対する毒性のデータは非常に乏しいものの入手できた毒性データから、植物プランクトンおよび藻類に対する毒性はイルガロール1051で、また、水生動物に対する毒性はCuPTおよびZnPTで強いことが示唆される。これら代替防汚物質の急性毒性値は $\mu\text{g/L}$ のオーダーであった。すなわち、水生生物に対する毒性はTBT化合物と同等(小山, 清水, 1992; 堀口, 清水, 1992; IMO, 1997)であると考えられ、水生生物に対する毒性は強いことが明らかである。

7. 水域環境における挙動及び汚染実態

1) イルガロール1051

イルガロール1051の日本、カナダ、フランス、イギリスおよびスウェーデンの沿岸域並びにスイスの湖における濃度をTable 6にまとめて示した。

バンクーバーなどカナダの4水域からは検出されなかった。一方、フランス、イギリス、スウェーデンおよび日本の沿岸域からは検出された。また、スイスの湖のマリーナからも検出された。

フランスにおける海水中の濃度は、検出限界以下から $1,700\text{ng/L}$ の範囲であり、最大値はコートダジュールのマリーナ海水において測定されている。イギリスの3水域の調査では、海水中イルガロール1051濃度は $9\sim682\text{ng/L}$ であり、高い値がマリーナ海水で検出されている。スウェーデンの河口域の海水中イルガロール1051濃度は $30\sim400\text{ng/L}$ であったと報告されている。海水のみならずスイス湖のマリーナの陸水からも検出されている。一方、ギリシャの港湾およびマリーナ底質から検出($\text{ng}\sim338\text{ng/g}$ 乾重)され、その濃度は港湾に比べてマリーナで高いことが報告されている(Albanis *et al.*, 2002)。

わが国では、Okamura *et al.* (2000a) やLiu *et al.*

Table 4. Toxicity of new antifouling biocides to aquatic organisms

Aquatic organisms	Endopoit	Acute toxicity			
		ZnPT ^{*1} (μ g/L)	ZnPT ^{*2} (μ g/L)	Pyrazinesulfonic acid(mg/L)	Seanine-211 ^{*4} (μ g/L)
Micro algae					
<i>Selenastrum capricornutum</i>	72-120h EC50	28(2) ^{*5}	35(2)		32.0(4)
<i>Skeletonema costatum</i>	72h EC50	2.06(2)	2.84(2)		13.9(4)
freshwater algae	120h LC50			28.9(2)	
Crustacean					
<i>Daphnia magna</i>	48h EC50	29-34(2)	22(2)	>122(2)	
mysid shrimp	96h LC50	6.3(2)		71.6(2)	4.7(4)
brown shrimp	96h LC50				12.4(4)
<i>Uca pugilator</i>	96h LC50				1312(4)
<i>Penaeus japonicus</i>	96h LC50	1780(2)	43.6(2)		12.6(1)
<i>Tigriopus japonicus</i>	24h EC50	160(3)	31(3)		30(2)
<i>Tigriopus japonicus</i>	24h LC50	>500(3)	41(3)		77(2)
Mussel					
bay mussel	96h LC50				850(4)
Fish					
<i>Lepomis macrochirus</i>	96h LC50				
<i>Pimephales promelas</i>	96h LC50	2.6(2)	4.3(2)	68.5(2)	14.0(4)
<i>Oncorhynchus mykiss</i>	96h LC50	3.2(2)		57.1(2)	
<i>Cyprinodon variegatus</i>	96h LC50	400(2)		>127(2)	2.7(4)
<i>Pagrus major</i>	96h LC50	273(2)	7.67(2)		20.5(4)

^{*1}: Bis-(1-hydroxy-2(1H)-pyridinethionate-O,S)zinc, ^{*2}: Bis-(1-hydroxy-2(1H)-pyridinethionate-O,S)copper, ^{*3}: Pyridinetriphenylboron, ^{*4}: 4,5-dichloro-2-n-octyl-3-isothiazolone (Seanine-211), ^{*5}: Figure in the parenthesis exhibit the reference. (1): ZosenKenkyuKyokai (1999), (2): ZosenKenkyuKyokai (2001), (3) ZosenKenkyuKyokai (2002); (4): Shade *et al.* (1994)

Table 5. Chronic toxicity of new antifouling biocides to aquatic organisms

Aquatic organisms	Endopoit	Chronic toxicity			Reference
		ZnPT ^{*1} (μ g/L)	CuPT ^{*2} (μ g/L)	PyB ^{*3} (μ g/L)	
Crustacean					
<i>Daphnia magna</i>	21day chronic EC50				Shade <i>et al.</i> (1994)
Fish					
<i>Cyprinodon variegatus</i>	early life NOEC				
<i>Oncorhynchus tshawytscha</i>	7 day LC50	8.4	7.6	140	6.0
	14 day LC50	5.6	3.0	84	14
	21 day LC50	4.9	1.7	61	14
	28 day LC50	4.6	1.3	42	14

^{*1}: Bis-(1-hydroxy-2(1H)-pyridinethionate-O,S)zinc, ^{*2}: Bis-(1-hydroxy-2(1H)-pyridinethionate-O,S)copper, ^{*3}: Pyridinetriphenylboron, ^{*4}: 4,5-dichloro-2-n-octyl-3-isothiazolone (Seanine-211)

Table 6. Concentrations of Irgarol 1051 and its biodegradation products (M1) in water at various marina and harbour

Country and Location			Concentration (ng/L)		Reference
			Irgarol 1051 ^{*1}	M1 ^{*2}	
Japan	Hiroshima	marina	77.9	19.7	Okamura <i>et al.</i> (2000a)
		fishery harbour	142	31.9	Okamura <i>et al.</i> (2000a)
	Okayama	marina	nd~85.3	30.9~829	Okamura <i>et al.</i> (2000a)
		fishery harbour	nd~105	68.8~71.4	Okamura <i>et al.</i> (2000a)
	Mizushima	port	nd~19.5		Liu <i>et al.</i> (1999)
	Kojima	fishery harbour	nd~296	nd~1210	Okamura <i>et al.</i> (2000a)
	Hyogo	marina	nd	62.1~1270	Okamura <i>et al.</i> (2000a)
		fishery harbour	58.8	90.5	Okamura <i>et al.</i> (2000a)
	Kobe	port	nd		Liu <i>et al.</i> (1999)
	Osaka	marina	nd	135	Okamura <i>et al.</i> (2000a)
	Tokushima	marina	nd	29.4~31.9	Okamura <i>et al.</i> (2000a)
		fishery harbour	nd	33.3	Okamura <i>et al.</i> (2000a)
Canada	Vancouver	marina	nd		Liu <i>et al.</i> (1999)
		port	nd		Liu <i>et al.</i> (1999)
	Tront	port	nd		Liu <i>et al.</i> (1999)
	Montreal	marina	nd		Liu <i>et al.</i> (1999)
		port	nd		Liu <i>et al.</i> (1999)
	Halifax	marina	nd		Liu <i>et al.</i> (1999)
		port	nd		Liu <i>et al.</i> (1999)
	Coate d'Azur	marina	110~1700		Readan <i>et al.</i> (1993)
		port	<5~280		Readan <i>et al.</i> (1993)
	Monaco	marina	22~640		Tolosa <i>et al.</i> (1996)
		port	18.8~264		Tolosa <i>et al.</i> (1996)
United Kigdom	Hampshire	marina	52~500		Gough <i>et al.</i> (1994)
		port	9~14		Gough <i>et al.</i> (1994)
	Humber	marina	169~682		Zhou <i>et al.</i> (1996)
	Plymouth	marina	28~127		Scarlett <i>et al.</i> (1997)
Sweden	Fiskebackski	estuary	30~400		Tolosa <i>et al.</i> (1996)
Switzerland	Port d'Ouchy	marina	2.5~145		Toth <i>et al.</i> (1996)

*1: 2-methylthio-4-t-butylamino-6-cyclopropylamino-s-triazine

*2: 2-methylthio-4-t-butylamino-6-amino-s-triazine

nd: below detection limit

(1999)により瀬戸内海で汚染実態調査が行われた。海水からイルガロール1051およびその分解生成物 (M1) が検出されているが、底質からは検出されなかった。海水中イルガロール1051の濃度は、Table 6に示したように海水でnd~210.6ng/Lであり、高い値が広島県、岡山県、兵庫県、香川県のマリーナおよび小漁港において検出された。M1は調査した全ての海域のほとんど全ての試料から検出され、その濃度はnd~1,210ng/Lの範囲であった。イルガロール1051濃度に比較してM1濃度が高い傾向であり、イルガロール1051はM1へ分解した後には水域環境に残留することが示唆される。

わが国とヨーロッパにおける調査結果を比較すると、

①わが国およびヨーロッパ各国において、海水中イルガロール1051濃度は外航船が入港する大きな港湾に比較してプレジャーボートや小型漁船が係留されるマリーナおよび小漁港で高い。②海水中濃度はわが国よりヨーロッパで高い。ことが明らかである。これらの調査結果から、イルガロール1051を含有する船底防汚塗料がプレジャーボートや小型漁船を中心として使用され、わが国よりヨーロッパ各国で多量に使用されたことが推察できる。

イルガロール1051の水生生物に対する毒性は、植物プランクトンや藻類に対して著しく強く発現し、急性毒性値は約1μg/Lのオーダーである。植物プランク

トンに対して影響を及ぼさない濃度（無影響濃度，NOEC）は急性毒性値の1/100とすると，NOECは10 ng/Lと推定することができる。Table 6 に示したように我が国の広島県，岡山県，兵庫県及び香川県のマリーナや漁港では，海水中イルガロール1051濃度は，それぞれ，77.4～14ng/L，nd～296ng/L，nd～58.8ng/L およびnd～73.5ng/Lであり，海水中濃度が推定NOEC（10ng/L）以上であることがしばしば観測される。このような水域では，イルガロール1051が植物プランクトンに対して有害な影響を及ぼしていることが危惧される。

2) ZnPT, CuPT, PyBおよびSeanine-211

ZnPTおよびCuPTは海水中では加水分解や光分解を受けてピリジンスルホン酸を生成し，海水中では不安定な物質であると考えられる。ZnPTおよびCuPTの分析法は森脇ら（1998）により研究されているが，海水中低濃度ZnPTおよびCuPT並びにPyBの分析法は確立していない。したがって，ZnPT，CuPT，PyBおよびSeanine-211などの代替防汚物質の海水中濃度は全く報告されていなく，水域汚染実態の詳細を明らかにすることはできない。しかし，Albanis *et al.*（2002）により，ギリシャの港湾およびマリーナの底質からSeanine-211がnd～120ng/g乾重の濃度で検出されたことが報告されている。したがって，微量分析法を開発するとともに，早急な汚染実態を把握する必要があると考えられる。

8. まとめ

有機スズ系船底防汚塗料の規制の経緯をまとめるとともに，非有機スズ系船底防汚塗料および漁網防汚剤の開発動向について述べた。非有機スズ系船底防汚塗料や漁網防汚剤に使用される代表的な代替防汚物質，イルガロール1051，ZnPT，CuPT，PyBおよびSeanine-211の水生生物に対する有害性および水域環境の汚染実態に関する情報をとりまとめ，代替防汚物質の水域環境に及ぼす影響を評価することを試みた。

イルガロール1051の水生生物に対する毒性は植物プランクトンや大型藻類に対して特に強く，それらの水生生物に対する急性毒性値は $\mu\text{g/L}$ のオーダーであった。ZnPT，CuPT，PyBおよびSeanine-211の水生生物に対する毒性のデータは非常に乏しい。しかし，入手できた情報から，植物プランクトンおよび藻類に対する毒性はイルガロール1051で，また，水生動物に対する毒性はCuPTおよびZnPTで強いことが示唆される。これらの物質の急性毒性値は $\mu\text{g/L}$ のオーダーであり，水生生物に対する毒性はTBT化合物と同等（小山，清

水，1992；堀口，清水，1992；IMO，1997）であり，水生生物に対する毒性は強いことが明らかである。

代替防汚物質のlog Powは，Seanine-211の4.5を除くと概ね小さい。したがって，これらの物質が水生生物により高濃度に蓄積される可能性は小さいと考えられる。一方，加水分解や光分解を受けるために水中では不安定な物質が多く，有機スズ化合物のように水域環境に長期間残留する可能性は小さいと考えられる。したがって，その毒性は強いが水域環境における残留性が低いために，水域環境に対するリスクは，有機スズ化合物に比べて小さいと考えられる。

ZnPT，CuPT，PyBおよびSeanine-211の水中濃度の測定結果はなく，水域汚染の実態を明らかにすることはできない。一方，イルガロール1051は日本，フランス，イギリスおよびスウェーデンのマリーナの海水で検出され，汚染が進行していることが明らかであった。測定された最大濃度は，植物プランクトンの増殖を阻害するレベルであり，水域生態系への影響が危惧される。

代替防汚物質の水生生物に対する毒性や水域汚染に関する情報は非常に乏しい。これらの物質の水域環境に及ぼす影響を評価し，水域汚染を未然に防止するためには，水生生物に対する有害性や汚染実態把握など基礎的な情報を収集する必要があることが指摘できる。

代替防汚塗料は，少量の防汚物質（有機化学物質）の使用により高い防汚性能を維持することを意図して一般的には亜酸化銅と併用される。したがって，防汚物質として使用した有機化学物質と銅イオンが船底防汚塗料から溶出し，これらの複合的な作用として水生生物に対して影響を及ぼす。したがって，防汚物質の水生生物に対する有害性を個別物質毎に評価するほかに，それらの複合的影響についても検討することが必要であると考えられる。

謝 辞

本総説をまとめるにあたり，中国塗料株式会社研究センター研究室長吉川栄一氏には船底防汚塗料に関する文献，塗料の特性および専門用語について多くのご教示をいただき，厚くお礼申し上げます。

引用文献

Albanis T. A., Lambropoulou D. A., Sakkas U. A., and Konstantinou I. K., 2002: Antifouling paint booster biocide contamination in Greek marine sediments. *Chemosphere*, **48**, 475-485.

- Alzieu C., Sanjuan J., Deltreil J. P., and Borel M., 1986: Tin contamination in Arcachon Bay: Effect and oyster shell anomalies. *Mar. Pollut. Bull.*, **17**, 494-498.
- Alzieu C., Sanjuan J., Michel P., Borel M., and Dreno J. P., 1989: Monitoring and assessment of butyltins in Atlantic coastal waters. *Mar. Pollut. Bull.*, **20**, 22-26.
- Bryan G. W., Gibbs P. E., Hummerstone L. G., and Burt G. R., 1986a: The decline gastropod *Nucella lapillus* around the south west England: evidence for the effect of tributyltin from the antifouling paints. *J. Mar. Biol. U. K.*, **66**, 611-64.
- Bryan G. W., Gibbs P. E., Hummerstone L. G., and Burt G. R., 1986b: Uptake and transformation of ¹⁴C-labelled tributyltin chloride by the dogwhelk, *Nucella lapillus*: Importance of absorption from the diet. *Mar. Environ. Res.*, **28**, 241-245.
- Bryan G. W., Gibbs P. E., Burt G. R., and Hummerstone L. G., 1987: The effect of tributyltin (TBT) accumulation on adult dogwhelk, *Nucella lapillus*: long-term field and laboratory experiments. *J. Mar. Biol. U. K.*, **67**, 525-544.
- Cibba-Geigy, 1995: Irgarol 1051 in antifouling paints, Technical Information Bulletin.
- Goka K., 1999: Embryotoxicity of zinc pyrithione, an antidandruff chemical, in fish. *Environ. Res. Section A*, **81**, 81-83.
- Gough M. A., Forthergill J., and Hendrie J. D., 1994: A survey of southern England coastal waters for the s-triazine antifouling compound Irgarol 1051. *Mar. Pollut. Bull.*, **28**, 613-620.
- Hall Jr. L. W., Giddings J. M., Solomon K. R., and Balcomb R., 1999: An ecological risk assessment for use of Irgarol 1051 as an algacide for antifoulant paints. *Cri. Rev. Toxicol.*, **29**, 367-437.
- 堀口敏宏, 清水 誠, 1992: IV. 水生生物に対する影響, 7. 貝類および他の水生生物, 「有機スズ汚染と水生生物影響」(里見至弘・清水 誠編), pp.99-135.
- IMO, 1996: MEPC38/14, Proposal for a correspondence group on the reduction of harmful effects of the use of anti-fouling paints for ships.
- IMO, 1997: MEPC41/INF, Call for the world-wide ban on every use of organotin-based antifouling paints for ship bottom.
- IMO, 1998: MEPC42/5/10, Environmental risk assessment of zinc pyrithione anti-fouling biocide.
- IMO, 1999: ASSEMBLY A21/Res.895, Resolution A.895 (21) adopted on 25 November 1999, Anti-fouling systems used on ships.
- IMO, 2001: AFS/CONF/26, International Convention of the Control of Harmful Anti-Fouling Systems on Ships, 2001.
- 環境庁 環境保健部 保健調査室, 1986: 第2部 昭和60年度生物モニタリング(生物指標環境汚染測定調査)の概要, 「昭和61年版化学物質と環境」, pp.103-141.
- 清田光晴, 1998: 高速液体クロマトグラフィーによる微量有機防汚剤の分析. 塗料の研究, **131**, 2-8.
- 小山次朗, 清水昭男, 1992: IV. 水生生物に対する影響, 6. 魚類, 「有機スズ汚染と水生生物影響」(里見至弘・清水 誠編), pp.86-98.
- Liu D., Pacepavicius G. J., Maguire R. J., Lau Y. L., Okamura H., and Aoyama I., 1999: Survey for the occurrence of the new antifouling compound irgarol 1051 in the aquatic environment. *Water Res.*, **33**, 2833-2843.
- 丸山俊郎, 1992: V 国際的な規制の動向, 9. 諸外国における規制, 「有機スズ汚染と水生生物影響」(里見至弘・清水 誠編), pp.154-170.
- 森脇 洋, 山口之彦, 福島 実, 1998: 有機金属化合物を中心としたLC/MSの環境分析への応用, 第7回環境科学討論会講要, pp.214-215.
- 中尾 学, 1988: 3. 船底塗料, 「船舶の塗料と塗装」, pp. 55-118.
- (社)日本水質汚濁研究協会, 1986: 水質環境基準検討調査(昭和60年度環境庁委託業務結果報告書), pp. 179
- (社)日本造船研究協会, 1993: 第209研究部会, 船底塗料の新規防汚剤に関する調査研究成果報告書, pp. 1-21.
- (社)日本造船研究協会, 1999: 第76研究部会海洋汚染防止に関する検討(日本財団助成)平成10年度報告書, pp.17-53.
- (社)日本造船研究協会, 2001: 第76研究部会海洋汚染防止に関する検討(日本財団助成)平成12年度報告書, pp.48-87.
- (社)日本造船研究協会, 2002. 第76研究部会海洋汚染防止に関する検討(日本財団助成)平成13年度報告書, pp.24-31.
- OECD, 1996: Proposal for a Harmonized

- Classification System based on Acute Toxicity.
- Okamura H., Aoyama I., Liu D., Maguire R. J., Pacepavicius G. J., and Lau Y. L., 2000a: Fate and ecotoxicology of the new antifouling compound Irgarol 1051 in the aquatic environment. *Water Res.*, **34**, 3523-3530.
- Okamura H., Aoyama I., Takami T., Maruyama T., Suzuki Y., Matsumoto M., Katsuyama I., Hamada J., Beppu T., Tanaka O., Maguire R. J., Liu D., Lau Y. L., and Pacepavicius G. J., 2000b: Phytotoxicity of the new antifouling compound Irgarol 1051 and a major degradation product. *Mar. Pollut. Bull.*, **40**, 754-763.
- Okamura H., Watanabe T., Aoyama I., and Hasobe M., 2002: Toxicity evaluation of new antifouling compounds using suspension-cultured fish cells. *Chemosphere*, **46**, 945-951.
- Readan J. W., Kwing L. L. W., Grondin D., Bartocci, J., Villeneuve J. P., and Mee L. D., 1993: Coastal water contamination from a triazine herbicide used in antifouling paints. *Environ. Sci. Technol.*, **27**, 1940-1942.
- Scarlett A., Donkin M. E., Fileman T. W., and Donkin P., 1997: Occurrence of the marine antifouling agent Irgarol 1051 within the Plymouth sound locality: Implications for the green macroalga *Enteromorpha*. *Mar. Pollut. Bull.*, **34**, 645-651.
- Shade W. D., Hurt S. S., Jacobson A. H., and Reinert K. H., 1994: Ecological risk assessment of a novel marine antifoulant. *Environ. Toxicol. Risk Assess.*, **12**, 381-408.
- 田端健二, 1979: 水生生物に対する各種水質汚染物質の半数致死濃度と長期影響限界濃度との関係. 東海水研報, **98**, 1-21.
- Tolosa I., Readman K. J. W., Bllaevote A., Ghilini S., Bartocci J., and Horvat M., 1996: Contamination of mediterranean (Cote d'Azur) coastal waters by organotins and Irgarol 1051 used in antifouling paints. *Mar. Pollut. Bull.*, **32**, 335-341.
- Toth S., van Slooten Jr. B., Spack L., de Alencastgro L. F., and Tarradellas J., 1996: Irgarol 1051, an antifouling compound in freshwater, sediment, and biota of lake Geneva. *Bull. Environ. Contam. Toxicol.*, **57**, 426-433.
- 若林明子, 1998: 4.2生態毒性, 「バイオアッセイ水環境のリスク管理」(鈴木基之・内海英雄編), pp93-104.
- 山田 久, 1999: 有機スズ化合物の海域環境における挙動と魚類による生物濃縮に関する研究. 瀬戸内水研報, **1**, 97-162.
- Zhou J. L., Fileman T. W., Evans S., Donkin P. D., Mantoura R. F., and Rowland S., 1996: Seasonal distribution of dissolved pesticides and polynuclear aromatic hydrocarbons in the Humber Estuary and Humber coastal zone. *Mar. Pollut. Bull.*, **32**, 599-608.

土佐湾におけるクルマエビ科エビ類の資源生物学的研究^{*1}

阪地英男^{*2}

Fishery biological studies on penaeid shrimps in Tosa Bay, Pacific coast of Japan^{*1}

Hideo SAKAJI^{*2}

Abstract Penaeid shrimps are mainly distributed in shallow and inshore tropical and sub-tropical waters. Worldwide, they support fisheries of significant importance and are important for the small-scale trawl fishery of southwestern Japan. The annual catch of penaeid shrimps in Japanese waters has decreased with the decrease in the number of small-scale trawlers in recent years. The decline in coastal fisheries such as the small-scale trawler is not desirable for the maintenance of regional industries and the diversity of food for the nation. For the sustainable running of small-scale trawlers, management of resources of penaeid shrimps is important, although there have been few studies on the life history of penaeid shrimps in the Japanese waters especially on small-sized species. In this study, the penaeid fauna, the vertical distribution of the penaeid shrimp assemblage on the continental shelf and the life histories of the major four species on the continental shelf are described and discussed for the sea areas around Tosa Bay (33°N, 133°E), Pacific coast of Japan, an area influenced by the warm Kuroshio stream. Further, the management of penaeid shrimp resources for the small-scale trawler in Tosa Bay is discussed.

Many specimens were collected from 1994 to 1999 using bottom trawls of small-scale trawlers (<5 GT) from the 0~80m in depth in nighttime operations and of the R/V Kotaka-maru III (49 GT) and IV (59 GT) from the 50 to 1,000m in depths in daytime operations in Tosa Bay, or using a push net from a small boat with an outboard motor in the river-mouth estuary area in Urado Bay, which is semi-enclosed and connected to Tosa Bay. A total of 35 species of penaeid shrimps were collected from Urado Bay and from 0~400m in depth in Tosa Bay. No penaeid shrimps were collected from the waters deeper than 400m in depth. The distribution patterns after settlement of the penaeid shrimps around Tosa Bay were classified into the following five types. (1) Estuary type (one species); juveniles and adults are distributed only in Urado Bay; *Metapenaeus moyebi*. (2) Estuary-upper continental shelf type (six species); juveniles are distributed in estuaries and semi-enclosed areas and migrate to the upper continental shelf (<80m depth) of Tosa Bay with growth; *Marsupenaeus japonicus*, *Melicertus latisulcatus*, *Metapenaeus ensis*, *Penaeus monodon*, *P. semisulcatus*, and maybe *Metapenaeus intermedius*. (3) Continental shelf type (twenty-three species); juveniles and adults are distributed on the continental shelf (<140m depth) of Tosa Bay; *Atypopenaeus stenodactylus*, *Melicertus marginatus*, *Metapenaeopsis acclivis*, *M. barbata*, *M. aegyptia*, *M. dalei*, *M. dura*, *M. gallensis*, *M. lamellata*, *M. mogiensis mogiensis*, *M. palmensis*, *M. sinica*, *M. toloensis*, *Parapenaeopsis cornuta*, *P. tenella*, *Parapenaeus*

2002年10月16日受理 (Received on October 16, 2002)

水産総合研究センター業績 A 第34号 (Contribution No. A 34 from the Fisheries Research Agency)

^{*1} 東京水産大学審査学位論文 (掲載するに際し投稿規定に沿って一部修正した)

^{*2} 中央水産研究所 黒潮研究部 〒780-8010 高知県高知市栈橋通6-1-21 (Kurosio Research Division, National Research Institute of Fisheries Science, 6-1-21, Sanbashidori, Kochi, Kochi 780-8010, Japan)

fissuroides, *P. lanceolatus*, *P. longipes*, *Trachypenaeopsis richtersii*, *Trachysalambria albicoma*, *T. curvirostris*, *T. longipes*, *T. sp.* (4) Continental shelf-continental slope type (three species); juveniles and adults are distributed on the continental shelf and the continental slope ($\geq 140\text{m}$ depth and $\leq 400\text{m}$ depth) of Tosa Bay, mainly on the continental slope; *Metapenaeopsis lata*, *M. provocatria owstoni* and *Parapenaeus sextuberculatus*. (5) Continental slope type (two species); juveniles and adults are distributed on the continental slope of Tosa Bay; *Parapenaeus fissurus* and *Penaeopsis eduardoi*. The penaeid fauna in Tosa Bay is the richest compared to other reported Japanese waters. The warm environment in winter ($> 15^{\circ}\text{C}$) due to the effects of the Kuroshio are important for the rich penaeid fauna in Tosa Bay in addition to the varied habitats from estuary to continental slope in this area.

The density of all penaeid shrimps in each depth class on the upper continental shelf was largest in 45m in depth and smallest in 5 m and 75m in depths, the distribution pattern looked like a normal or binomial distribution. The species composition of penaeid shrimps changed successively in relation to depth. Each distribution pattern of the main nine species also looked like a normal or binomial distribution each with a different mode and range, although some of the distributions partially overlapped one another. The depth range of the distribution of each species had seasonal stability, although the density of each species changed seasonally. On the other hand, on the grain size composition of the bottom, fine classes dominated in the deeper area and the change of the penaeid species composition by depth corresponded to the change of the grain size composition of the bottom by depth. Successive changes of the species composition is important for the richness of the number of penaeid species on the upper continental shelf of Tosa Bay.

Ovaries were observed histologically to make clear the maturing processes and the spawning seasons of the main four species on the upper continental shelf of Tosa Bay; namely *Metapenaeopsis aegyptia*, *M. barbata*, *M. dalei* and *M. sinica*. Seven stages were distinguished in the oocyte development. The cortical crypts, which have been generally reported to occur in the pre-maturation stage of oocytes in penaeid shrimps, did not occur even in the ovulated oocytes. Since ovulated or the late phase of the pre-maturation stage oocytes co-occurred with earlier stage oocytes in the same section of the ovary, each species was concluded to be a multiple spawner which have short spawning intervals. Monthly changes of the occurrence of each developmental stage indicated that the spawning season was throughout the year in *M. dalei* and in early summer to autumn in the other three species. Such a long spawning season confirmed in *M. dalei* has not been recorded in other penaeid shrimps in temperate waters including Japanese waters.

Seasonal changes in the carapace length (CL) composition and gonad somatic index (GSI) were observed to clarify the structure of the populations of the above four *Metapenaeopsis* species. In *M. dalei*, there were several generations a year, a large body (maximum size CL 17mm) and long life (about six month) generation from winter to spring and a small body (maximum size CL 14mm) and short life generations (of several months) from summer to autumn. Links of the spawning season of each generation made the spawning season of the population long. One generation a year with a short spawning season in summer in *M. dalei* is reported from other waters colder than Tosa Bay in winter and spring. It seems that the smaller maturation size and prolonged spawning season in the warm environment leads to shortened generation periods and an increase in the number of generations a year in *M. dalei*. In the other three species, there was one generation a year, a generation spawned in the current year appeared in autumn,

grew even in winter and lived to the preceding autumn. On the other hand, their body sizes were different from each other, *M. barbata* is the largest (maximum size CL 26mm), *M. sinica* is next in size (maximum size CL 22mm) and *M. aegyptia* is the smallest (maximum size CL 18mm). Spawning was made mainly by the generation spawned in the preceding year, but it was confirmed histologically that some part of the generation spawned in the current year matured at a small size and spawned in autumn after they had just recruited. In *M. barbata*, it is reported that the generation period is two years with a stagnation of growth in winter and spring, when the water temperature falls lower than 15 °C in the inshore waters in Japan such as in the Inland Sea. It seems that the generation period is shortened by the rapid attainment to the maximum body size by the continuous growth throughout the year in warm waters such as in Tosa Bay. Based on this, the generation period of the *Metapenaeopsis* species is concluded to be changeable with the effects of the ambient water temperature. Two patterns of the life history of *Metapenaeopsis* were observed, one was observed in *M. dalei* and the other was observed in the other three species. In tropical waters these two life history patterns are potentially interchangeable, if almost all the individuals spawn within the first year and the generation period is shortened. On the other hand, such interchangeability of the two life history patterns may not occur, if each life history pattern is specific to each species group, which is classified by the presence or absence of the stridulating organ on the carapace. The stridulating organ is absent in *M. dalei* but present in the other three species suggesting that the life history pattern may be inheritably different. In order to clarify the life history patterns of *Metapenaeopsis*, more species in different environmental conditions require examination.

For the diagnosis of the stock of penaeid shrimps on the upper continental shelf of Tosa Bay, data of catch of shrimps and fishing effort (number of boat day) of the beam trawlers in Mimase Fisheries Cooperative Association from 1970 to 2000 were analyzed. Fishing period was from April to December. Monthly CPUE (catch number per unit effort) increased from April to May and decreased from May to September in most of the years. Monthly Z (total mortality coefficient) and qN_0 in each year were estimated by the regression analysis to the following formula; $\ln(\text{CPUE}) = \ln(qN_0) - Z(i+1/2)$; then, q is a catchability coefficient, N_0 is an initial stock number in May and i is a whole number which increases monthly from May to September. M (natural mortality coefficient) was estimated to be 0.208 by Tanaka's low (2.5/life span, which was twelve months in the shrimps) and 0.270, which was the same value of the smallest Z estimated above and was a too large estimation, was also used. Z was estimated to be between 0.270 and 0.749. N_0 after 1980 were smaller than those of the 1970's. The rate of exploitation from May to September was gradually increasing from 1970's, each value in 1998 and 1999 showed almost 0.7~0.8. The present stock level of penaeid shrimps in Tosa Bay is estimated to be low comparing the past thirty years. The relationships of biomass of parent and abundance of progeny tended to go near the origin with the passage of time, although those after 1974, when the biomass of parent were less than 400 ton, were not significant. Judging from such relationships after 1974, it is not expected that the biomass of parent make sure the abundance of progeny in penaeid shrimps of Tosa Bay. Then, it is important to make YPR (yield per recruitment) largest, together with maintaining the biomass of parent. Here, delay of the starting of the fishing period was discussed, because the shrimps grew up until autumn. For Z in April, 0.1, 0, -0.2, -0.4 and -1.0, which were included in the range observed from 1970 to 2000, and for Z from May to September, 0.725, 0.575 and

0.412, which were the largest, the average and the smallest values in the 1990's, were used. For *M*, 0.208 and 0.270 were used as described above. In the result, it was expected that closing the fishing period in April made the total catch weight in the fishing period to increase, maximum 1.1 times larger. Biomass of the parent was estimated to be 1.07~1.47 times larger. It was estimated that closing the fishing period in April and May did not necessarily made the total catch weight to increase. In conclusion, it is necessary to close the fishing period of small beam trawlers in April for increasing total catch weight and maintaining parent biomass of penaeid shrimps in Tosa Bay.

Key words: penaeid shrimp, fauna, life history, stock diagnosis, beam trawler

目 次

第1章 我が国におけるクルマエビ科エビ類資源とその研究

第2章 土佐湾周辺におけるクルマエビ科動物相とその特徴および漁業

材料と方法

結 果

1. 土佐湾周辺におけるクルマエビ科動物相

2. 土佐湾の小型底曳き網漁業で漁獲されるクルマエビ科エビ類

考 察

1. 土佐湾周辺におけるクルマエビ科エビ類の分布の特徴と他水域との比較

2. 土佐湾の小型底曳き網漁業で漁獲されるクルマエビ科エビ類

第3章 土佐湾大陸棚上部におけるクルマエビ科エビ類の鉛直分布構造

材料と方法

結 果

考 察

第4章 土佐湾大陸棚上における主要4種の成熟過程と産卵期

材料と方法

結 果

考 察

第5章 土佐湾大陸棚上における主要4種の成長と個体群構造

材料と方法

結 果

1. キシエビ *Metapenaeopsis dalei*

2. アカエビ *Metapenaeopsis barbata*

3. シナアカエビ *Metapenaeopsis sinica*

4. ミマセアカエビ *Metapenaeopsis aegyptia*

考 察

1. 本研究における標本の代表性

2. キシエビ

3. アカエビ, シナアカエビ, ミマセアカエビ

4. 水温変化に伴うアカエビ属の生活史の変化

第6章 資源管理

材料と方法

結 果

考 察

要 約

謝 辞

文 献

第1章 我が国におけるクルマエビ科エビ類資源とその研究

クルマエビ科エビ類は発展途上国を中心とした世界中の熱帯浅海域沿岸各国で漁獲されており、養殖も盛んに行われている。これらエビ類の多くは先進諸国に輸出され、世界で最も重要な水産物となっている。そのほとんどが、近年まで *Penaeus* 属にまとめられてきた大型種 (*Fenneropenaeus*, *Marsupenaeus*, *Melicertus*, *Penaeus* など) である。我が国も大量のクルマエビ科エビ類を輸入しており、1999年の輸入量は21万5千トン余り (シュリンプ輸入量から赤エビ (あまえび類) 輸入量を差し引いた数) と推定される。我が国は、アメリカと並ぶクルマエビ科エビ類輸入大国である。^{*1}

我が国におけるエビ類の漁獲量は、「いせえび」、「くるまえび」、「その他のえび類」としてまとめられている。2000年のエビ類漁獲量は、「いせえび」1,244トン、「くるまえび」1,447トン、「その他のえび類」25,898トンであった (Fig. 1)。また、クルマエビの養殖生産量

^{*1} 流研リサーチ シュリンプデータブック2000年版 ^{*2} 農林水産省統計情報部 平成12年漁業、養殖業生産統計年報

は2,086トンであった。*2

全国統計における「いせえび」と「くるまえび」は、そのほとんどがそれぞれ標準和名のイセエビ *Panulirus japonicus* とクルマエビ *Marsupenaeus japonicus* であると考えられる。一方、「その他のえび類」には、クルマエビ以外のクルマエビ科、ホッコクアカエビなどのタラバエビ科、サクラエビ科等を含み、種ごとの漁獲量の詳細は明らかではない。しかし、我が国の「その他のエビ類」の漁獲量の半分近くを占める瀬戸内海では (Fig. 2), そのほとんどがクルマエビ科エビ類である (山口, 1981; 東海, 阪地, 1989)。また、小型クルマエビ科エビ類は、太平洋中区 (玉越, 1993), 同南区 (阪本, 林, 1977; 通山, 林, 1982), 東シナ海区 (池松, 1963) でも重要な漁獲対象となっている。これらから、「その他のエビ類」の少なくとも

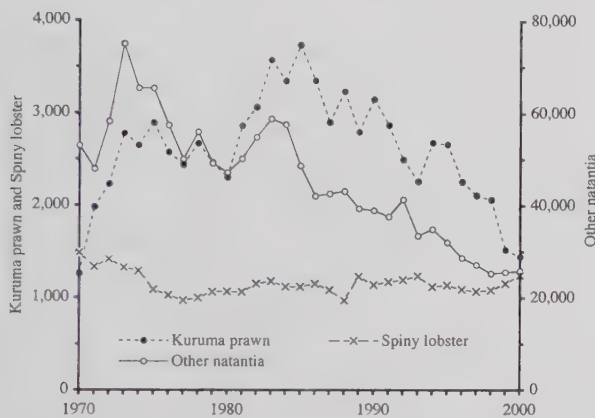


Fig. 1. Annual catches (ton) of Kuruma prawn, Spiny lobster and Other natantia around the Japanese waters

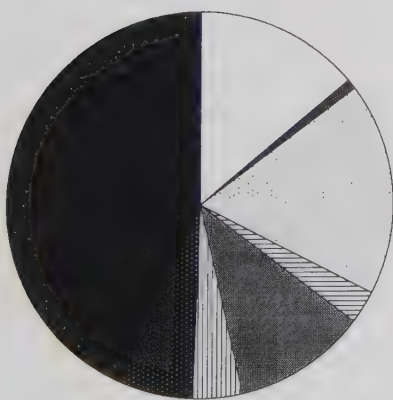


Fig. 2. Annual catches of Other natantia, which denotes all natantia except Kuruma prawn and Spiny lobster, in each fishing area around the Japanese waters in 2000

半分以上がクルマエビ科に属すると考えられる。このように、我が国では最も漁獲量の多いエビの分類群はクルマエビ科であり、なかでも「その他のエビ類」に含まれる小型種の漁獲量が多い。

我が国におけるエビ類漁獲量の変遷によると、「いせえび」の漁獲量は1千から1千5百トンの間で安定している。しかし、「くるまえび」は1985年の約3千7百トンピークに、「その他のエビ類」は1973年の約7万5千トンピークに、2000年にはそれぞれ1千4百トンと2万6千トンにまで減少した。このように、「くるまえび」と「その他のえび類」の近年の漁獲量は減少傾向にある (Fig. 1)。このような「くるまえび」と「その他のえび類」の漁獲量の減少は、1980年代以降の小型底びき網漁業の漁労体数の減少に伴って起こっている (Fig. 3)。

このような沿岸漁業の衰退は、加工や流通を含めた地域経済の発展の観点から好ましいことではない。また、近年注目されている食料の安全性と多様性の保全を図る上でも、一定の沿岸漁業を維持することは必要であると考えられる。このため、沿岸漁業でも資源管理の実践とそれによる経営の安定が求められており、南西日本の小型底びき網漁業においては小型クルマエビ科エビ類が重要対象種であるため、その資源管理が重要である。

我が国におけるクルマエビ科エビ類の研究は、市場価値が最も高く栽培漁業や養殖業の対象となっているクルマエビに集中しており、初期発生、成長による生息場所の変化、成熟と産卵などに関する多くの研究が行われてきた (例えば, Hudinaga, 1942)。また、かつて以西底びき網漁業の重要対象種であったコウライエビ *Fenneropenaeus chinensis* では、生殖や初期成長に関する基礎的な研究や資源量推定などの研究が行われた (例えば, 岡, 1967)。栽培漁業、養殖業、大規模漁

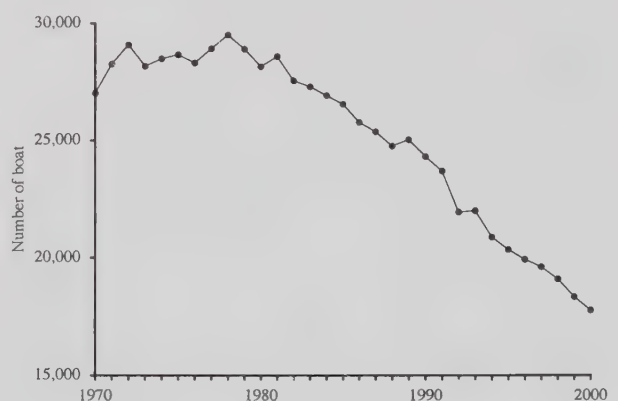


Fig. 3. Number of small scale bottom trawlers in Japan

業の対象ではない小型のクルマエビ科エビ類については、それらを主な漁獲対象とする小型底びき網漁業の盛んな西日本の内湾域を中心として、次のように生活史研究が行われてきた。

安田 (1956, 1958), 安田ら (1957) は瀬戸内海に棲息する主要種の分布特性と生活史を明らかにし、サルエビ *Trachysalambria curvirostris* などには発生翌年に再生産を行って死亡する長期世代と、発生当年に再生産を行って死亡する短期世代があるとした。小型底びき網漁業によるエビ漁獲量が特に多い周防灘では、山口県内海水産試験場によって、ヨシエビ *Metapenaeus ensis*, シバエビ *M. joyneri*, モエビ *M. moyebi*, アカエビ *Metapenaeopsis barbata*, トラエビ *M. acclivis*, サルエビなどの分布特性や生活史について一連の研究が行われてきた (八柳, 松清, 1951; 前川, 八柳, 1953; 八柳, 前川, 1954, 1957a, 1957b; 八柳ら, 1955; 宇都宮, 1959; 前川, 1961; 檜山, 林, 1991)。その他にも、瀬戸内海における小型クルマエビ科エビ類の分布特性や生活史に関する研究は多い (林ら, 1967; 林, 1974; 上田, 1987, 1990, 1992, 1996; 阪地, 東海, 1990; 阪地ら, 1992; 徳田, 1994)。有明海では、池松 (1963) が16種のクルマエビ科の分布および成長を明らかにしている。その他、八代海 (肥後, 符, 1988), 油谷湾 (小嶋, 花渕, 1981), 土佐湾 (通山, 林, 1982), 和歌山県水域 (阪本, 林, 1977) などから種組成や分布特性などが報告されている。しかし、これらの中には、研究者や水域によって成長や寿命で異なる結果が示されているものもあり、漁業生物学的な議論が十分とは言えない。

我が国周辺に棲息するクルマエビ科エビ類に関する研究は、小型底びき網漁業の盛んな瀬戸内海や九州の内湾域に集中して行われてきた。しかし、世界的に見たクルマエビ科の分布は熱帯浅海域に中心があり、年間最低水温が15℃を下回る水域では種数が大幅に減少する (Dall *et al.*, 1990)。したがって、冬季における水温が10℃以下に低下する我が国の内湾域はクルマエビ科エビ類の分布の縁辺に近く、その種組成や生息する種の生活史は分布の中心である熱帯浅海域とは異なると考えられる。これに対し、黒潮の影響を強く受ける土佐湾の大陸棚上では、年間最低水温が15℃を下回することはほとんど無い。土佐湾では、Hayashi and Toriyama (1980) によってシラガサルエビが新種として記載され、通山, 林 (1982) によって26種の棲息が報告されるなど、我が国の内湾域に比べ種数が多い。このように、瀬戸内海などに比べると、土佐湾の環境やクルマエビ科の種数と種組成はその分布の中心である熱帯水域に近い。しかし、研究例の多い瀬戸内海な

どに比べると、土佐湾におけるクルマエビ科の分布特性や種ごとの生活史に関する研究は限られている。

以上述べたように、我が国は世界有数のクルマエビ科エビ類の消費国でありながら、その天然個体群に対する研究は十分と言える状態ではない。本研究では、我が国周辺水域では比較的温暖な土佐湾とその周辺において、クルマエビ科エビ類の種組成と大陸棚上の主要種の鉛直分布および生活史を明らかにした。また、そのような生物学的知見を利用した資源管理について、考察と提言を行った。

第2章 土佐湾周辺におけるクルマエビ科動物相とその特徴および漁業

土佐湾は、足摺岬と室戸岬の間であって、太平洋に向かって大きく開いているため、沖合を流れる黒潮の影響を強く受ける。その一方で、仁淀川や四万十川などの河川水や瀬戸内からの内海水にも少なからず影響を受けており、湾内の海水は複雑な混合形態であると考えられている (宮田ら, 1985)。ごく沿岸域は波浪の影響を受ける砂利海岸で、距岸20km以内は水深140m程度まで勾配の緩やかな大陸棚が広がり、その先は急勾配の上部大陸斜面を経て水深800~1,000mの土佐海盆につながる。また、底質はごく沿岸部を除いて極細砂からシルトである (池原, 岡村, 1985)。浦戸湾は土佐湾中央部の高知市にある南北約6kmのひょうたん型の内湾であり、幅約140mの狭い海峡で土佐湾に接続する (蒲原, 1958)。浦戸湾奥部には高知市内を流れる7つの河川が流入し、河口部には小さな干潟やアマモ場が見られる。

このような環境を有する土佐湾周辺では、これまでに26種のクルマエビ科エビ類が報告されており (通山, 林, 1982), 小型底曳き網漁業がこれらを漁獲している。土佐湾中央部で操業する小型底びき網漁船の許可隻数は、2001年1月1日現在で御畳瀬漁協38隻および高知市漁協17隻の合計55隻である。漁船規模は4トン前後のものが多く、機関出力は15馬力である。漁法はビームを用いて網口を開く手繰り第2種小型底びき網漁業である。操業水域は土佐湾中央部の水深80m程度までの大陸棚上である。漁期は4~12月であり、操業時間は夜間となっている。「小えび」は生鮮状態で地元において消費される他、加工用原料としても利用されている。

第2章では、土佐湾周辺に生息するクルマエビ科エビ類の種組成と分布を明らかにし、分布様式のタイプ分けを行うとともに、他水域と比較してその特徴を考察した。また、クルマエビ科エビ類を漁獲している小

型底曳き網漁業の実態を明らかにした。

材料と方法

本研究で用いた標本は、1993年から1999年に土佐湾中央部における小型底びき網漁船と中央水産研究所所属の調査船こたか丸による底びき網調査および浦戸湾における小型船外機船による叉手網調査で採集されたものである。

小型底びき網漁船（5t未満）による調査は、高知市沖の土佐湾中央部の水深0～80mの水域において行った（Fig. 4）。この調査水域は小型底びき網漁場に含まれる。調査水域を水深10mごとに5m、15m、25m、35m、45m、55m、65m、75mの8つの水深帯に分け、1994年4月から12月には5～55mにおいて、1995年4月から1996年3月および1998年3月と2000年3月には15～65mにおいて、1996年4月から1997年3月には35～75mにおいて、それぞれ月1回の曳網を行った。また、1998年8月と9月では15～65mにおいて月2回の

曳網を行った。それぞれの水深帯における各月の曳網回数は0～5回であり、合計曳網回数は215回であった（Table 1）。用いた漁具の仕様は、ヘッドロープ長13.6m、グランドロープ長11.2m、袖網の目合（伸張時の内径）18.0mm、天井網の目合16.3mm、身網の目合10.3mm、コッドエンド部脚長5mmのモジ網、網口間隔5mのビームトロールであった（Fig. 5）。調査を行った時間帯は日没後のほぼ19時から22時の夜間で、曳網速度は2ノット前後、曳網時間は15分間とした。

調査船こたか丸Ⅲ（49GT）およびこたか丸Ⅳ（59GT）による調査は、土佐湾中央部の水深50～1,000

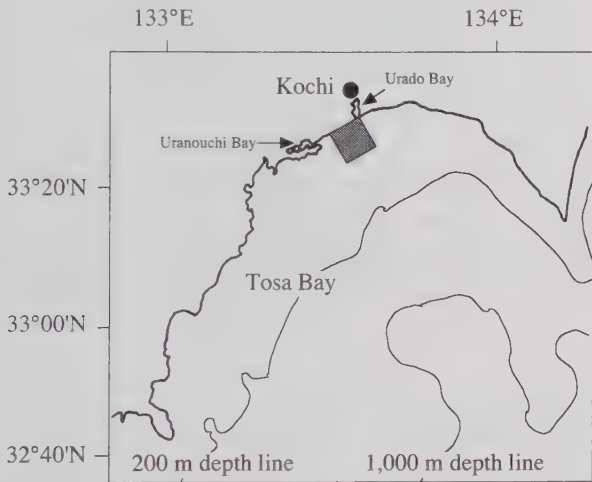


Fig. 4. Research area of the beam-trawl sampling conducted from April 1994 to March 1999

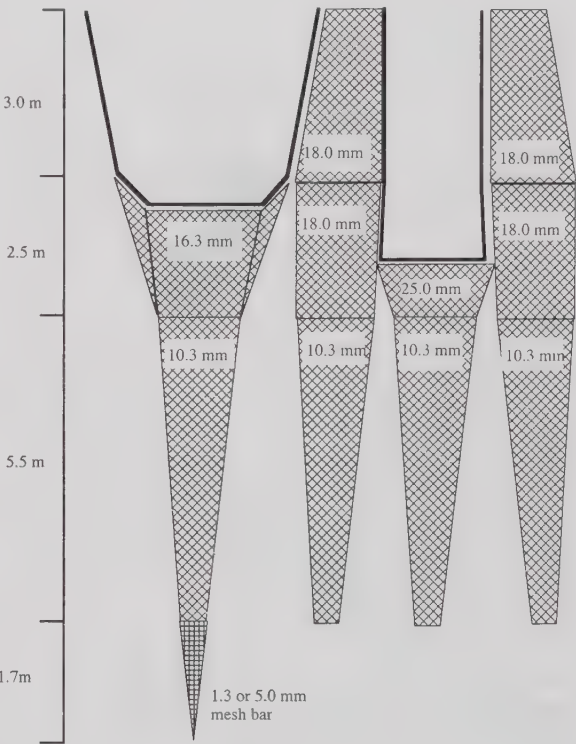


Fig. 5. Trawl net used for the shrimp sampling. Inner mesh lengths in the body and mesh bar in the cod end were measured

Table 1. Number of hauls of the shrimp beam trawl research in each depth in each month from 1994 to 2000 in Tosa Bay, Pacific coast of southern Japan

Depth (m)	Jan.	Feb.	Mar.	Apr.	May	June	July	Aug.	Sep.	Oct.	Nov.	Dec.	total
5	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	9
15	0	1	3	2	2	2	2	4	4	2	2	2	26
25	0	1	3	2	2	2	2	4	4	2	2	2	26
35	1	2	3	3	3	3	3	5	5	3	3	3	37
45	1	2	4	3	3	3	3	5	5	3	3	3	38
55	1	2	4	3	3	3	3	5	5	3	3	3	38
65	1	2	4	2	2	2	2	4	4	2	2	2	29
75	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	12
Total	5	11	22	17	17	17	17	29	29	17	17	17	215

mの水域において行った (Fig. 6)。1993年4月から1996年3月に、水深55~250mの間の14の水深帯において、こたか丸Ⅲおよびこたか丸Ⅳによって合計356回の曳網を行った (Table 2)。また、1996年4月から1999年3月に、水深100~1,000mの間の13の水深帯において、こたか丸Ⅳによって合計225回の曳網を行った (Table 3)。用いた漁具の仕様は前述の小型底びき網漁船による調査で用いたものと同じであるが、コッドエンド部を脚長2mmのモジ網としたオッターコントロールであった (Fig. 5)。調査を行った時間帯は10時から15時の昼間で、曳網速度は2ノット前後、曳網時間は

15分間とした。スキャンマ袖網計を用いて測定したところ、網口間隔は曳網時5~7mで安定していた。

浦戸湾奥部では、1998年4月から11月に叉手網による採集を行った。叉手網とは釣り餌用の活エビ採集のための押し網で、威しチェーンと滑走装置を水底に着底させ、小型の船外機船で押し進む漁法で、目合 (伸張時の内径) 20mmの菱目の網地を用いた (Fig. 7)。調査水域は、高知市内を流れる国分川および下田川の河口部で、コアマモ *Zostera japonica* がまばらに分布していた (Fig. 8)。調査時の水深は0.5~1m程度であったが、大潮の干潮時には干上がる部分もあった。調査を行った時間帯は日没後の19時から21時の夜間で、曳網時間は30分程度とした。

これらの調査で採集した標本は研究室に持ち帰り、種の同定、個体数の計数と重量の測定を行った。本研究では、調査水域内のクルマエビ科エビ類の分布水域を浦戸湾、大陸棚上部 (水深0~80m)、大陸棚下部 (80~140m)、大陸斜面 (140m以深) に分けて示した。体サイズの表記には、頭胸甲における眼窩後縁から正中部後端までの頭胸甲長 (CL mm) を用いた。

土佐湾中央部で操業する小型底びき網漁船の多くが所属する御豊瀬漁協では、クルマエビ *Penaeus semisulcatus* とクルマエビを「くるまえばい」、ヨシエビを「きえび」、アカエビ属 *Metapenaeopsis* やサルエビ属 *Trachysalambria* などの小型クルマエビ科を「小えび」として水揚げを集計している。2000年の御豊瀬漁協における銘柄別の漁獲量および水揚げ金額の割合をみた。また、「小えび」の漁獲物組成を調べるため、

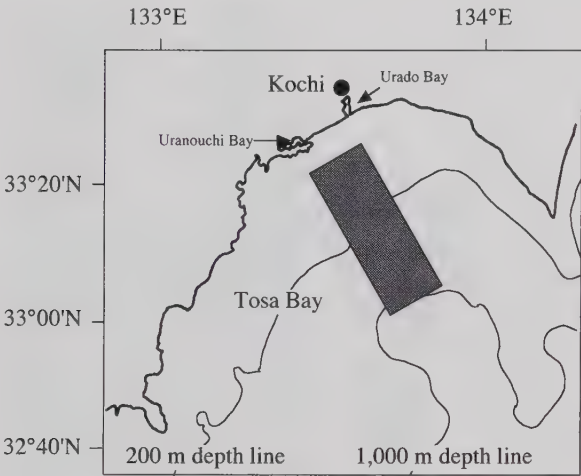


Fig. 6. Research area of the otter-trawl sampling conducted by the R/V Kotaka-maru III and IV from April 1993 to March 1999

Table 2. Number of hauls of the R/V Kotaka-maru III and IV otter-trawl research in each depth in each month from April 1993 to March 1996 in Tosa Bay, Pacific coast of southern Japan

Depth (m)	Jan.	Feb.	Mar.	Apr.	May	June	July	Aug.	Sep.	Oct.	Nov.	Dec.	total
55	1	0	0	1	1	1	1	1	1	1	0	1	9
65	2	1	0	1	1	1	2	2	2	2	2	2	18
75	2	1	0	1	1	2	2	2	2	2	2	2	19
85	3	1	1	2	2	3	3	3	3	3	3	3	30
95	3	1	1	2	2	3	3	3	3	3	3	3	30
105	3	1	2	2	2	3	3	2	3	3	3	3	30
115	3	1	1	2	2	3	3	3	3	3	3	3	30
125	3	1	2	2	2	3	3	3	2	3	3	3	30
135	3	2	2	2	2	3	3	3	3	3	3	3	32
145	3	2	2	2	2	3	3	3	3	3	3	3	32
165	3	2	2	2	2	2	3	3	3	3	3	3	31
185	2	2	2	2	2	2	3	3	2	3	3	3	29
200	1	1	1	1	1	1	2	2	2	2	2	2	18
250	1	1	1	1	1	1	2	2	2	2	2	2	18
Total	33	17	17	23	23	31	36	35	34	36	35	36	356

Table. 3 Number of hauls of the R/V Kotaka-maru IV otter-trawl research in each depth in each month from April 1996 to March 1999 in Tosa Bay, Pacific coast of southern Japan

Depth (m)	Jan.	Feb.	Mar.	Apr.	May	June	July	Aug.	Sep.	Oct.	Nov.	Dec.	Total
100	2	2	2	2	2	3	2	1	3	2	2	3	26
125	2	2	2	2	2	3	2	2	3	2	2	3	27
150	2	2	2	2	2	3	2	2	3	2	2	3	27
175	2	2	2	2	2	3	1	2	3	2	2	3	26
200	2	2	2	2	2	3	2	2	3	2	2	3	27
250	2	2	3	2	2	3	2	2	3	2	2	3	28
300	2	2	2	2	2	3	1	1	3	2	2	3	25
350	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	12
400	1	0	0	1	1	2	1	1	2	1	0	1	11
500	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	1	3
600	0	0	1	0	0	1	0	0	1	0	0	1	4
800	0	0	1	1	0	2	0	0	1	1	0	2	8
1,000	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1
Total	16	15	19	19	16	27	14	14	26	17	15	27	225

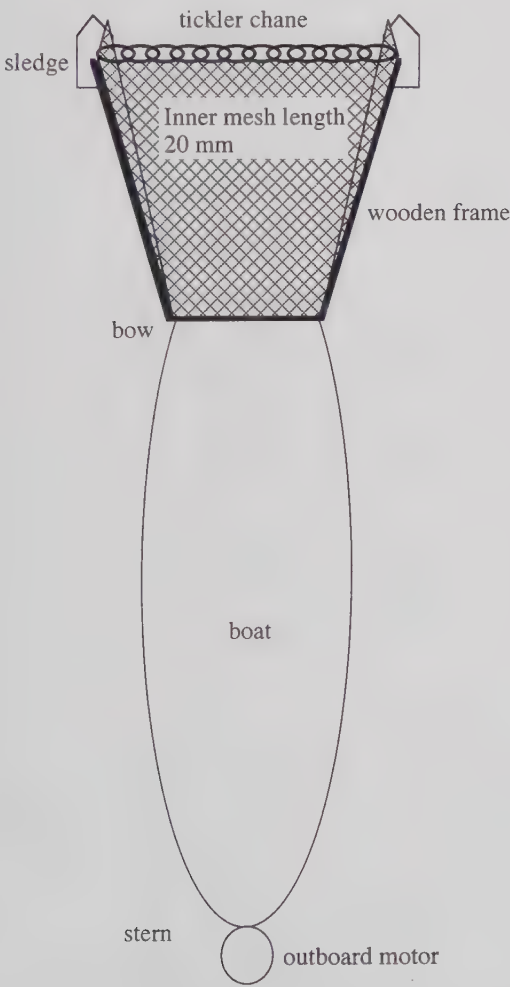


Fig. 7. Push net "Sade-ami" used for the research at Urado Bay

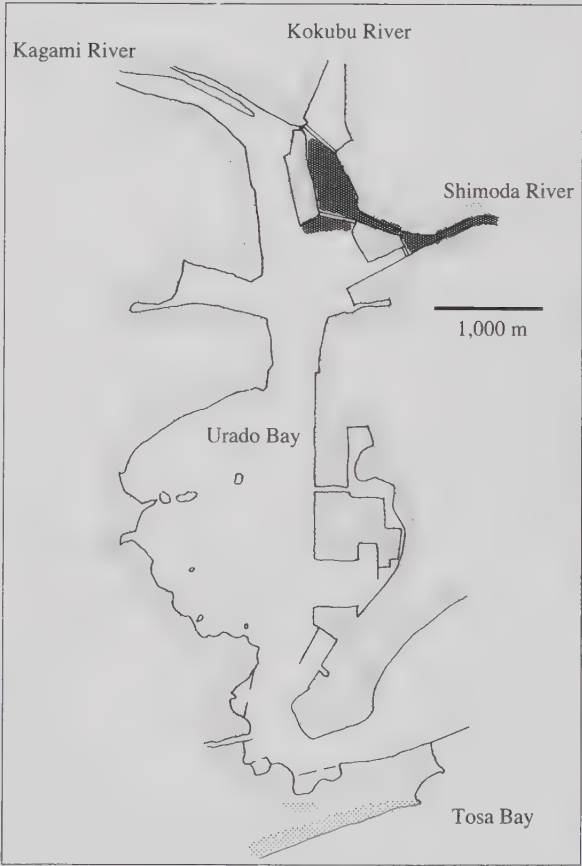


Fig. 8. Research area (shaded part) at Urado Bay in 1998

1997年4～12月に、御豊瀬漁協に水揚げされた「小えび」を毎月1回、5～10kgを採集し、種の判別、個体数と重量の計測を行った。

結 果

1. 土佐湾周辺におけるクルマエビ科動物相

本研究では、小型底びき網漁船調査によって土佐湾の大陸棚上部から31種、調査船こたか丸ⅢおよびⅣの調査によって土佐湾の大陸棚上部から6種、大陸棚下部から8種、大陸斜面から5種、浦戸湾河口域における叉手網調査では6種、合計35種のクルマエビ科エビ類が採集された。これらの種の調査別の採集個体数と重量、および採集水深と頭胸甲長範囲をTable 4に示した。調査は水深1,000m間で行ったが、水深400mより深い水域ではクルマエビ科エビ類はまったく採集されなかった。

ほとんどの種が大陸棚上部から採集され、ミマセアカエビ *Metapenaeopsis aegyptia*、アカエビ、キシエビ、シナアカエビ *M. sinica*、シラガサルエビ *Trachysalambria albicoma*、ナンセイサルエビ *T. sp.* の採集個体数が多かった。特にアカエビの採集個体数と重量が多く、大陸棚上部における最優占種であった。これらの種においては、小型の未成体から大型の成体までが採集された。テラオクルマ *Melicertus marginatus*、シナアカエビ、ツルギサケエビ *Parapenaeus fissuroides fissuroides*、トゲサケエビ *P. lanceolatus* は大陸棚下部にも棲息していた。

シロエビ *Metapenaeopsis lata* とミナミシロエビ *M. provocatrix owstoni* およびムツハサケエビ *Parapenaeus sextuberculatus* は大陸棚下部および大陸斜面に分布した。特に、シロエビとミナミシロエビの採集個体数は圧倒的に多く、小型の未成熟個体から大型の成熟個体までが採集された。これら2種の一般的な外部形態と色彩は酷似しており、判別のためには生殖器の形態の観察が必要である。thelycumによる雌の種判別は容易であるが、雄ではpetasmaを解剖して内部形態を精査する必要がある、同定作業が非常に煩雑である。本研究では両種が混ざって大量に採集されたことから、多くの標本について未同定となっている。サケエビ *P. fissurus* とベニガラエビ *Penaeopsis eduardoi* は大陸斜面のみに棲息した。

浦戸湾内ではクルマエビ、ヨシエビ、モエビが多かった。モエビとウシエビ *Penaeus monodon* は浦戸湾以外における採集はなかった。

大陸棚上部の水深50～80mの3つの水深帯では、小型底びき網漁船による夜間のビームトロールと調査船

こたか丸による昼間のオッタートロールの両方を行い、アカエビ、キシエビ、シロエビとミナミシロエビ、シナアカエビ、ツルギサケエビ、アシナガサケエビ *Parapenaeus longipes*、オキサルエビ *Trachysalambria longipes* が共通して採集された。それらの一曳網あたりの採集個体数は、アカエビ、キシエビ、シロエビとミナミシロエビ、シナアカエビ、オキサルエビにおいて前者の調査の方が多く、特にアカエビ、キシエビ、シナアカエビ、オキサルエビでその差は激しかった (Table 5)。

複数の水深区分から採集された種では、水深区分によって体サイズが異なることがあった (Table 4)。クルマエビでは、浦戸湾河口域で採集された275個体がCL 4.7～21.2mm、大陸棚上部で採集された26個体はCL 25.1～63.7mmであった。フトミゾエビでは、浦戸湾河口域で採集された9個体がCL 12.6～13.6mm、大陸棚上部で採集された11個体はCL 16.5～50.4mmであった。ヨシエビでは、浦戸湾河口域で採集された1,480個体がCL 3.5～28.9mm、大陸棚上部で採集された9個体はCL 26.6～34.7mmであった。クマエビでは、浦戸湾河口域から採集された6個体がCL 9.8～12.6mm、陸棚上部から採集された17個体はCL 29.2～49.7mmであった。このように、これらの種では浦戸湾河口域で採集されたものより大陸棚上部で採集されたものの方が大きかった。また、テラオクルマでは、大陸棚上部で採集された18個体の体サイズがCL 7.9～33.6mm、大陸棚下部で採集された2個体ではCL 49.9mmおよび61.8mmであり、大陸棚上部で採集されたものより大陸棚下部で採集されたものの方が大きかった。

小型の未成体または大型の成体のみの採集にとどまった種もあった。トサエビ *Metapenaeus intermedius* は大陸棚上部でCL 25.5～38.7mmの7個体の成体が採集されたが、小型の未成体はどの調査水域でも採集されなかった。ウシエビは浦戸湾河口域においてCL 9.7～17.4mmの6個体の未成体が採集されたが、大型の成体はどの水域からも採集されなかった。ツルギサケエビ、サケエビ、トゲサケエビでは、生殖器以外の形態による同定は非常に難しく、生殖器の完成していない小型の未成体は未同定となっている。

マイマイエビ *Atypopenaeus stenodactylus*、ホッコクエビ *Metapenaeopsis lamellata*、スベスベエビ *Parapenaeopsis tenella*、サルエビモドキ *Trachypenaeopsis richtersii* など、調査期間を通じてわずかな個体数が採集されただけの種もあった。

2. 土佐湾の小型底曳き網漁業で漁獲されるクルマエビ科エビ類

2000年における御豊瀬漁協の小型底びき網漁業の総

Table 4. Total number and weight of penaeid shrimps used in this study from Tosa Bay and Urado Bay, with depth range of the distribution and carapace length range

Species (Japanese name)	Tosa Bay								Urado Bay		Total		Depth range (m)	Carapace length range (mm)
	beam trawlers		R/V Kotaka-maru III, IV											
	upper continental shelf*	upper continental shelf*	lower continental shelf*	lower continental shelf*	continental slope*	continental slope*	Number	Weight (g)	Number	Weight (g)	Number	Weight (g)		
	Number (%)	Weight (g) (%)	Number (%)	Weight (g) (%)	Number (%)	Weight (g) (%)	Number (%)	Weight (g) (%)	Number (%)	Weight (g) (%)	Number (%)	Weight (g) (%)		
1 <i>Atypopenaeus stenodactylus</i> (Maimai-ebi)	4 (0.00)	0.90 (0.00)									4 (0.00)	0.90 (0.00)	45~55	6.6~8.0
2 <i>Marsupenaeus japonicus</i> (Kuruma-ebi)	26 (0.01)	1,133.83 (0.32)							275 (12.92)	206.40 (4.03)	301 (0.05)	1,340 (0.12)	0.5~75	4.7~63.7
3 <i>Melicerius laticulatus</i> (Futomizo-ebi)	11 (0.00)	378.80 (0.11)							9 (0.42)	9.10 (0.18)	20 (0.00)	388 (0.04)	0.5~35	12.6~50.4
4 <i>M. marginatus</i> (Terao-kuruma)	18 (0.01)	32.90 (0.01)			2 (0.00)	114.00 (0.05)					20 (0.00)	147 (0.01)	5~115	7.9~61.8
5 <i>Metapenaeopsis acclivis</i> (Tora-ebi)	151 (0.06)	346.65 (0.10)									151 (0.03)	347 (0.03)	35~65	13.0~20.5
6 <i>M. aegyptia</i> (Mimase-aka-ebi)	23,336 (9.75)	36,640.80 (10.33)									23,336 (4.25)	36,641 (3.34)	25~75	3.1~18.2
7 <i>M. barbata</i> (Aka-ebi)	62,502 (26.12)	128,853.49 (36.31)	545 (0.15)	2,089.70 (61.66)							63,047 (11.19)	130,943 (11.91)	5~75	3.3~26.3
8 <i>M. lata</i> (Kusuebi)	47,470 (19.84)	49,618.12 (14.00)	9 (0.76)	18.50 (0.57)	3 (0.00)	4.30 (0.00)					47,482 (8.65)	49,641 (4.53)	5~100	3.0~17.2
9 <i>M. lata</i> (Tosabetsu-aka-ebi)	8,917 (3.73)	10,770.92 (3.04)									8,917 (1.62)	10,771 (0.98)	5~55	5.2~23.5
10 <i>M. sellensis</i> (Tera-ebi)	71 (0.03)	39.20 (0.01)									71 (0.01)	39 (0.00)	15~55	1.7~11.1
11 <i>M. lamellata</i> (Hokoku-ebi)	1 (0.00)	2.70 (0.00)									1 (0.00)	3 (0.00)	15	11.8
12 <i>M. lata</i> (Shiro-ebi)	1 (0.00)	0.20 (0.00)			2,128 (3.07)	2,094.70 (0.86)	5,316 (2.25)	9,220.70 (1.88)			7,445 (1.36)	11,316 (1.03)	65~250	8.6~24.3
<i>M. lata</i> and <i>M. provocatria oustini</i> ** (Shiro-ebi and Minami-shiro-ebi)	147 (0.06)	43.70 (0.01)	505 (42.76)	606.25 (18.76)	66,859 (96.30)	239,309.40 (98.68)	230,371 (97.30)	479,475.07 (97.56)			297,882 (54.28)	719,434 (65.59)	45~300	—
13 <i>M. mogiensis mogiensis</i> (Mogi-ebi)	694 (0.29)	621.54 (0.18)									694 (0.13)	622 (0.06)	15~55	5.6~20.3
14 <i>M. palmensis</i> (Minami-shiro-ebi)	311 (0.11)	830.79 (0.23)									311 (0.06)	831 (0.08)	15~55	5.0~21.3
15 <i>M. provocatria oustoni</i> (Minami-shiro-ebi)	1,185 (0.50)	1,153.73 (0.33)			114 (0.16)	155.00 (0.06)	879 (0.37)	1,017.00 (0.21)			2,178 (0.4)	2,326 (0.21)	45~300	4.7~23.5
16 <i>M. sinica</i> (Shima-aka-ebi)	34,797 (14.54)	57,783.12 (16.30)	49 (4.15)	144.20 (4.46)	158 (0.23)	412.00 (0.17)					35,004 (6.38)	58,339 (5.32)	25~115	2.9~21.4
17 <i>M. toloensis</i> (Minami-shiro-ebi)	2,412 (1.01)	4,251.72 (1.20)									2,412 (0.44)	4,252 (0.39)	15~75	3.3~20.2
18 <i>Metapenaeus ensis</i> (Yoshi-ebi)	9 (0.00)	174.60 (0.05)							1,480 (69.55)	4,315.30 (84.34)	1,489 (0.27)	4,490 (0.41)	0.5~55	3.5~34.7
19 <i>M. intermedius</i> (Tosuebi)	7 (0.00)	181.30 (0.05)									7 (0.00)	181 (0.02)	15~45	25.5~38.7
20 <i>M. moyebi</i> (Mo-ebi)									352 (16.54)	542.10 (10.60)	352 (0.06)	542 (0.05)	0.5	6.5~22.5
21 <i>Parapenaeopsis cornuta</i> (Chikugo-ebi)	1,890 (0.79)	1,857.00 (0.52)									1,890 (0.34)	1,857 (0.17)	5~15	4.9~30.9
22 <i>P. tenella</i> (Sakura-ebi)	7 (0.00)	2.20 (0.00)									7 (0.00)	2 (0.00)	15	6.6~8.8
23 <i>Parapenaeus fissuroides</i> (Tsurugi-sake-ebi)	85 (0.04)	147.52 (0.04)	68 (5.76)	368.50 (11.40)	21 (0.03)	109.70 (0.05)					174 (0.03)	626 (0.06)	65~100	15.1~30.8
24 <i>P. fissurus</i> (Sake-ebi)							13 (0.01)	115.10 (0.02)			13 (0.00)	115 (0.01)	145~250	14.3~32.9
25 <i>P. lanceolatus</i> (Tosuebi)	1 (0.00)	2.20 (0.00)			141 (0.20)	293.60 (0.12)					142 (0.03)	296 (0.03)	65~105	9.7~21.2
26 <i>P. longipes</i> (Asama-aka-ebi)	1 (0.00)	0.50 (0.00)	2 (0.17)	1.80 (0.06)							2 (0.00)	2 (0.00)	55~75	8.2~13.8
27 <i>P. sextuberculatus</i> (Mutsu-sake-ebi)					1 (0.00)	3.00 (0.00)	2 (0.00)	11.10 (0.00)			3 (0.00)	17 (0.00)	135~200	10.3~25.8
28 <i>Penaeopsis eduardoi</i> (Benigata-ebi)							177 (0.07)	1,625.50 (0.33)			177 (0.03)	1,626 (0.15)	250~400	10.1~33.9
29 <i>Penaeus monodon</i> (Usui-ebi)									6 (0.28)	37.50 (0.73)	6 (0.00)	38 (0.00)	0.5	9.7~17.4
30 <i>P. semisulcatus</i> (Kuma-ebi)	17 (0.01)	1,324.10 (0.37)							6 (0.28)	6.00 (0.12)	23 (0.00)	1,330 (0.12)	0.5~75	9.8~49.7
31 <i>Trachypenaeopsis richtersi</i> (Saru-ebi-modoki)	2 (0.00)	1.00 (0.00)									2 (0.00)	1 (0.00)	5	6.3~9.3
32 <i>Trachysalambria albicoma</i> (Shima-asaru-ebi)	30,224 (12.63)	32,096.98 (9.05)									30,224 (5.51)	32,097 (2.93)	5~55	5.1~26.7
33 <i>T. curvirostris</i> (Saru-ebi)	9,300 (3.89)	13,216.73 (3.73)									9,300 (1.69)	13,217 (1.20)	5~75	4.5~27.9
34 <i>T. longipes</i> (Ukisu-saru-ebi)	3,436 (1.44)	4,546.05 (1.28)	3 (0.25)	2.90 (0.09)							3,439 (0.63)	4,549 (0.41)	35~75	4.6~31.6
35 <i>T. sp.</i> (Nansei-saru-ebi)	12,223 (5.11)	8,481.32 (2.39)									12,223 (2.23)	8,481 (0.77)	25~75	5.4~22.3
Total	239,285	354,534	1,181	3,232	69,427	242,496	236,758	491,468	2,128	5,116	548,779	1,096,846		
Total number of species	31		6		8		5		6		35			

Upper continental shelf, lower continental shelf and continental slope denote 0~80m, 80~140m 140~1,000m depth, respectively
* Many specimens of *Metapenaeopsis lata* and *M. provocatria oustoni* are still unidentified due to the complexity of identification for similarity of petasma of the two species

Table 5. Number per haul of the species which were caught by the shrimp beam-trawl research and the R/V Koraka-maru research from the depth range of 50~80m

Species	Shrimp beam-trawl	R/V Kotaka-maru otter-trawl
	Nighttime	Daytime
<i>Metapenaeopsis barbata</i>	199.4	11.8
<i>M. dalei</i>	36.9	0.2
<i>M. lata</i> and <i>M. provocatria owstoni</i>	19.8	11.0
<i>M. sinica</i>	396.5	1.1
<i>Parapenaeus fissuroides</i>	1.3	1.1
<i>P. longipes</i>	0.0	0.0
<i>Trachysalambria longipes</i>	35.7	0.1

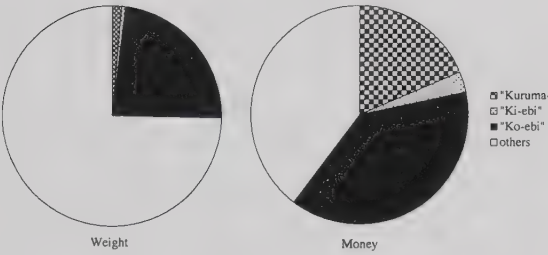


Fig. 9. Portions of penaeid shrimps in catch weight and money in 2000 in beam trawlers (Mimase Fisheries Cooperative Association) operating at Tosa Bay. "Kuruma-ebi" includes *Marsupenaeus japonicus* and *Penaeus semisulcatus*; "Ki-ebi" includes mainly *Metapenaeus ensis*; "Ko-ebi" includes *Metapenaeopsis* and *Trachysalambria* species; and fishes are included in others.

水揚げ量は185トン、水揚げ金額は6,563万円であった。これに占めるエビ類の割合は、「小えび」で重量の23.5%および金額の38.7%、「くるまえび」で重量の1.5%および金額の18.7%、「きえび」で重量の0.4%および金額の2.8%であった (Fig. 9)。ここで示した「その他」は、ヒラメ、ヒメジ、チダイ、カイワリ、ネズボ類、カナガシラ類などの底棲性の魚類やコウイカ類であった。

「小えび」の種組成を調べたところ、アカエビが重量、個体数とも最大で、次いで重量ではシラガサルエビ、ツノソリアカエビ*Metapenaeopsis dura*、シナアカエビ、オキサルエビ、サルエビ、キシエビの順で、個体数ではツノソリアカエビ、シラガサルエビ、キシエビ、シナアカエビ、サルエビ、オキサルエビの順で大きかった (Fig. 10)。その他に、チクゴエビ*Parapenaeopsis cornuta*、ミマセアカエビ、ミナミアカエビ*Metapenaeopsis palmensis*、トラエビ、ナンセイサルエビ、モギエビ*M. mogiensis mogiensis*、ミゾトラエビ*M. toloensis*、ヨシエビもわずかに含まれていた。

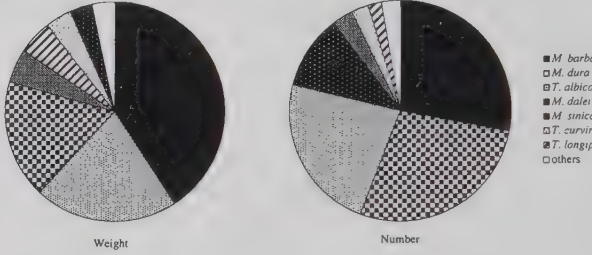


Fig. 10. Species compositions in weight and number of "Ko-ebi" shrimps taken from Mimase fish market in 1997. Abbreviations *P.*, *T.* and *M.* denote *Parapenaeopsis*, *Trachysalambria* and *Metapenaeopsis*, respectively.

考 察

1. 土佐湾周辺におけるクルマエビ科エビ類の分布の特徴と他水域との比較

通山、林 (1982) は、土佐湾から26種のクルマエビ科を報告していた。その時点では、ミゾトラエビとギンヨウエビ*Metapenaeopsis gallensis*では我が国周辺における分布が確認されておらず (林, 1992; Sakaji and Hayashi, 1997)、ツルギサケエビ、シナアカエビ、ミマセアカエビ、ナンセイサルエビも未記載種であった (Crosnier, 1985; Liu and Zhong, 1988; Galil and Golani, 1990; Sakaji and Hayashi, in press)。本研究では、土佐湾においてこれら6種と、ホッコクエビ、モギエビ、サルエビモドキの合計9種を新たに確認した。

土佐湾で新たに確認された9種は、いずれもインド～西太平洋区の熱帯、亜熱帯水域を中心に広く分布する (Crosnier, 1985; 1991; 林, 1992; Crosnier, 1994; Sakaji and Hayashi, in press)。モギエビは4亜種に分かれ、我が国周辺のものが1亜種を形成する (Crosnier, 1991)。サケエビも3亜種に分かれ、西太平洋のものが1亜種を形成することが明らかにされ、

この亜種はサケエビやムツハサケエビとしばしば混同されてきた (Crosnier, 1985)。サルエビモドキは、土佐湾以外の我が国沿岸では遠州灘と伊豆大島から報告されているのみであり (Kubo, 1949; 林, 1992)、本研究でも2個体が採集されただけの稀種である。このように、土佐湾におけるクルマエビ科エビ類は35種となり、これまでの報告より大きく増加した。

本研究では、水深50~80mにおけるアカエビ、キシエビ、シナアカエビ、オキサルエビの一網あたり採集個体数は、オッターロールよりビームトロールで非常に多かった。しかし、オッターロールではビームトロールよりコッドエンド目合が細かく、網口間隔も広がったことから、他の条件が同じであればエビ類の採集個体数はオッターロールの方が多くなるように思われる。一方、クルマエビ科の多くは夜行性であり、昼間には底質中に潜る (阪地, 1995)。土佐湾中央部においてこたか丸によって昼間に行われたビームトロールとオッターロールの漁獲物組成を検討した研究では、エビ類の採集個体数は100m以浅ではどちらも少なく、両者に大きな差はなかった (堀川, 通山, 1984)。本研究では、オッターロールが昼間行われたのに対し、ビームトロールは夜間に行われた。このような調査時間の違いが、水深50~80mにおいてビームトロールでの採集個体数が多いという結果を導いたものと考えられた。

大陸棚上部において、アカエビやキシエビなどの多くの種では、CL 3.0~5.0mm程度の未成体から成熟した大型個体までが同所的に採集された。飼育によるポスラーバの体サイズはアカエビでCL 0.838mm (Ronquillo and Saisho, 1997)、キシエビでCL 1.03~1.51mm (Choi and Hong, 2001) と報告されていることから、これらの種は着底以降の生活史のほとんどを親と同じ大陸棚上部で過ごすと考えられた。同様に、シロエビとミナミシロエビは大陸棚下部から大陸斜面で、ベニガラエビは大陸斜面で、モエビは浦戸湾内で、それぞれ着底以後を過ごすと考えられた。

クルマエビ、フトミゾエビ *Melicertus latisulcatus*、ヨシエビ、クマエビでは、浦戸湾河口部で小型の未成体が、大陸棚上で大型の成体が採集されたことから、成長とともに浦戸湾から外海への移動が考えられた。我が国周辺のクルマエビは干潟に着底し、成長とともに外海に移動することが知られている (倉田, 1973)。土佐湾周辺のクルマエビでも同様の移動が確認された。フトミゾエビでは採集数が少なかったものの、やはり同様の移動を行うと考えられた。ヨシエビでも同様の移動が考えられたが、浦戸湾内部で行われる刺網などの漁業で成体が水揚げされることから、成体となった後も浦戸湾内に残るか、土佐湾と浦戸湾を往来すると

考えられた。

本研究では、大陸棚上部におけるクルマエビとヨシエビの採集個体数は少なかったが、土佐湾中央部の大陸棚上で操業する小型底びき網漁船はそれぞれ年間数トンの水揚げしている (高知県水産試験場, 1999)。土佐湾の沿岸部には干潟が少ないため、浦戸湾河口域は土佐湾周辺のクルマエビやヨシエビなどの生育場として非常に重要であると考えられた。

クルマエビやヨシエビと同様に、クマエビでも稚エビは土佐湾大陸棚上には棲息していないと考えられた。浦戸湾河口域におけるクマエビ稚エビの採集数はクルマエビやヨシエビに比べ非常に少なかったが、土佐湾で操業する小型底びき網漁船による本種の漁獲量はこれら3種中で最大である (高知県水産試験場, 1999)。したがって、クマエビ稚エビの主要な生育場は浦戸湾河口域の調査水域以外にあり、成長とともに土佐湾に移動すると考えられた。通山 (1981) は、本研究の調査水域に近い浦ノ内湾のアオサ場で (Fig. 4)、多数の本種の稚エビ (体長 5~60mm) を採集している。浦ノ内湾には常時流入する河川が無いことから (宗景, 木村, 1985)、河川水の影響を強く受ける浦戸湾とはかなり異なった環境を有すると考えられる。クマエビ稚エビの生育場は、浦ノ内湾のような河川水の影響の少ない内湾なのかもしれない。瀬戸内海でも、CL 5~20mmの個体が内湾のアマモ場で採集されている (八柳, 前川, 1956a)。

トサエビでは、大陸棚上部において採集された最小個体の体サイズがCL 25.5mmであったことから、未成体は成体とは別の場所に分布すると思われるが、採集個体数の少なさのため詳細は不明である。

ウシエビでは、浦戸湾河口部で叉手網によって採集された個体は未成体であったが、本調査とは別に浦戸湾において刺し網によって6個体の大型個体 (CL 41.2~57.1mm) が採集されている (阪地, 未発表)。また、土佐湾で操業する小型底びき網漁船により、大型個体が市場に水揚げされている (高知県水産試験場, 1999)。したがって、ヨシエビと同様に本種は浦戸湾を生育場とし、成長すると浦戸湾と土佐湾の間を移動すると考えられた。ただし、浦戸湾奥部における稚エビの採集数が少なかったことから、クマエビと同様に生育場は浦戸湾河口域以外の内湾である可能性もある。

テラオクルマでは、成長とともに大陸棚上部から大陸棚下部に移動すると考えられた。本種は、我が国沿岸では土佐湾 (通山, 林, 1982) の他、愛知県沖 (Kubo, 1949) や和歌山県串本沖 (阪本, 林, 1977) といった黒潮の影響の強い水域から報告されている。通山ら (1991) は、薩南から都井岬沖の黒潮本流周辺においてプランクトンネットの表層曳きによって

CL 2.0~9.6mmの未成体を採集したことから、本種の浮遊期は非常に長く、外洋を広範囲に分散するとした。したがって、本種の稚エビは外洋を広範囲に分散した後に外海に面した大陸棚上部に着底し、成長とともに深所に移動し、成体は水深100m前後の大陸棚下部に生息すると考えられた。

以上のように、調査水域内の海洋環境とエビ類の成長に伴う移動から、土佐湾に棲息するクルマエビ科エビ類の稚エビ期以降の分布は、次の5タイプにまとめ

られる (Table 6)。

(1) 干潟 (Estuary) 型：浦戸湾のような半閉鎖的な内湾で稚エビ以降の生活史を全うし、成体となっても外海に出ない。モエビがこの型に属する。

(2) 干潟-上部大陸棚 (Estuary - Upper continental shelf) 型：内湾を稚エビの生育場とし、成長とともに外海に出てゆく。クルマエビ、フトミゾエビ、ヨシエビ、ウシエビ、クマエビがこの型に属し、外海で小型の未成体が採集されなかったトサエビもこの型である

Table 6. Distribution type of penaeid shrimps in Tosa Bay

Distribution type after settlement	species	
Estuary	<i>Metapenaeus</i>	<i>moyebi</i>
	<i>Marsupenaeus</i>	<i>japonicus</i>
	<i>Melicertus</i>	<i>latisulcatus</i>
Estuary - Upper continental shelf	<i>Metapenaeus</i>	<i>ensis</i>
	<i>M.</i>	<i>intermedius*</i>
	<i>Penaeus</i>	<i>monodon</i>
	<i>P.</i>	<i>semisulcatus</i>
	<i>Atypopenaeus</i>	<i>stenodactylus</i>
	<i>Melicertus</i>	<i>marginatus</i>
	<i>Metapenaeopsis</i>	<i>acclivis</i>
	<i>M.</i>	<i>aegyptia</i>
	<i>M.</i>	<i>barbata</i>
	<i>M.</i>	<i>dalei</i>
	<i>M.</i>	<i>dura</i>
	<i>M.</i>	<i>gallensis</i>
	<i>M.</i>	<i>lamellata</i>
	<i>M.</i>	<i>mogiensis mogiensis</i>
	<i>M.</i>	<i>palmensis</i>
Continental shelf	<i>M.</i>	<i>sinica</i>
	<i>M.</i>	<i>toloensis</i>
	<i>Parapenaeopsis</i>	<i>cornuta</i>
	<i>P.</i>	<i>tenella</i>
	<i>Parapenaeus</i>	<i>fissuroides</i>
	<i>P.</i>	<i>lanceolatus</i>
	<i>P.</i>	<i>longipes</i>
	<i>Trachypenaeopsis</i>	<i>richtersii</i>
	<i>Trachysalambria</i>	<i>albicoma</i>
	<i>T.</i>	<i>curvirostris</i>
	<i>T.</i>	<i>longipes</i>
	<i>T.</i>	<i>sp.</i>
	<i>Metapenaeopsis</i>	<i>lata</i>
	<i>M.</i>	<i>provocatia owstoni</i>
	<i>Parapenaeus</i>	<i>sextuberculatus</i>
Continental shelf - Continental slope (mainly continental slope)	<i>P.</i>	<i>fissurus</i>
	<i>Penaeopsis</i>	<i>eduardoi</i>

* The arrangement of the species to this type remains in a query for juveniles were not collected

可能性が高い。ヨシエビとウシエビは成体となった後に内湾に戻るものもある。

(3) 大陸棚 (Continental shelf) 型：着底後から死亡するまで大陸棚上に分布する。マイマイエビ、テラオクルマ、トラエビ、ミマセアカエビ、アカエビ、キシエビ、ツノソリアカエビ、ギンヨウエビ、ホッコクエビ、モギエビ、ミナミアカエビ、シナアカエビ、ミゾトラエビ、チクゴエビ、スベスベエビ、ツルギサケエビ、トゲサケエビ、アシナガサケエビ、サルエビモドキ、シラガサルエビ、サルエビ、オキサルエビ、ナンセイサルエビの23種がこの型に属する。このうち、シナアカエビとツルギサケエビは大陸棚上部と下部の両方に棲息し、トゲサケエビは大陸棚下部に棲息する。テラオクルマは稚エビ期に大陸棚上部に棲息するが、成長とともに大陸棚下部に移動すると考えられた。本種は稚エビとなった後も浮遊分散を行うことから (通山ら, 1991), 他の種と区別した方がよいと考えられるが、本研究では浮遊期を取り扱っていないため大陸棚型に含めた。残りの19種は成体、未成体とも大陸棚上部のみに棲息する。

(4) 大陸棚-大陸斜面 (Continental shelf - Continental slope) 型：着底から死亡まで大陸棚および大陸斜面に分布する。シロエビ、ミナシシロエビ、ムツハサケエビがこの型に属するが、いずれも大陸斜面に分布の中心があると考えられる。

(5) 大陸斜面 (Continental slope) 型：着底から死亡まで大陸斜面に分布する。サケエビとベニガラエビがこの型に属する。ベニガラエビの分布水深が最も深いと考えられるが、水深400mより深所には分布しない。

通山, 林 (1982) は、土佐湾におけるエビ類の鉛直分布を水深によってA~Fの6つのグループに分けた。これらのうち、クルマエビ科を含まないF (水深600~1,000m) を除くと、A (0~40m), B (20~80m) それぞれが本研究における干潟型、干潟-上部大陸棚型、大陸棚型の種を、C (40~100m) が大陸棚型の種を、D (80~250m) が大陸棚-大陸斜面型の種を、E (250~500m) が大陸斜面型の種を含んでいる。このグループ分けでは、水深0~250mまでのA~Dは水深範囲が重複しており、それらの区分はやや曖昧である。また、浦戸湾のような内湾における分布も考慮されていない。

Dall *et al.* (1990) はクルマエビ科エビ類の生活史パターンを次の4つに分けた：Type 1, 汽水域で一生を過ごす；Type 2, 汽水域で稚エビ期を過ごして成長とともに外海に出る；Type 3, 比較的塩分の高い内湾で稚エビ期を過ごして成長とともに外海に移動する；Type 4, 着底後は外海で過ごす。本研究における分布パターンをこれに対応させると、Type 1と干潟型は等

しく、Type 2, 3 は干潟-上部大陸棚型に含まれ、Type 4は大陸棚型、大陸棚-大陸斜面型、大陸斜面型を含む。つまり、本研究の分布パターンは、Dall *et al.* (1990) のType 2, 3 を1つにまとめ、Type 4を3つに細分していることになる。

本研究における結果をDall *et al.* (1990) の生活史パターンに対応させると、クルマエビはType 2に属することは明らかであるが、採集個体数の少ないフトミゾエビ、トサエビ、ウシエビ、クマエビの主な生育場は明らかではなかったため、その生活史パターンをType 2または3であると確定できない。また、ヨシエビとウシエビは成体となった後も内湾と外海の往来を行うと考えられることから、Dall *et al.* (1990) の生活史パターンのいずれにも含まれない。このようなことから、本研究ではType 2, 3 を一つにまとめて干潟-上部大陸棚型とした。また、大陸棚型と大陸斜面型の分布域は全く重ならないことから、Dall *et al.* (1990) のType 4に含まれる両者を区別した。さらに、大陸棚-大陸斜面型の分布域は大部分大陸斜面型に含まれるが、大陸棚上にも分布することは大きな違いと考え、これも区別した。このように、本研究におけるクルマエビ科の分布区分は、これまでのものより分布の特徴をよく表していると考えられた。

我が国周辺の他水域におけるクルマエビ科エビ類の種数は、笠岡湾11種 (安田, 1958), 和歌山県沿岸17種 (阪本, 林, 1977), 徳島県沿岸13種 (上田, 1992, 1996), 大阪湾9種 (林, 1974), 東京湾5種 (中田, 1988), 仙台湾3種 (小坂, 1972), 八代海15種 (肥後, 符, 1988), 有明海16種 (池松, 1963), 油谷湾15種 (小嶋, 花淵, 1981), 七尾湾8種 (Motoh, 1972), 北海道4種 (駒井ら, 1992) である。これらの水域の多くは比較的浅い内湾であるので、比較のために土佐湾では大陸棚-大陸斜面型および大陸斜面型を除いた種数をあげると、30種となる。大阪湾では記録されている9種の他にも数種が分布するなど (有山, 私信), 実際に各水域に分布する種はもう少し多いと推定されることを考慮しても、土佐湾の大陸棚以浅に生息するクルマエビ科エビ類の種数はきわめて多い (Table 7)。

これらの水域の底層水温の季節変化をみると、年間最低水温が15℃以上となるのは土佐湾の大陸棚のみであり、他の水域では10℃以下となる (Fig. 11)。土佐湾大陸棚が黒潮の影響を強く受けるのに対し、ほぼ同緯度の瀬戸内海や有明海は半閉鎖的な内湾であり、冬季には気温の影響で日本海の七尾湾と同じように水温が10℃前後まで低下する。親潮の影響を強く受ける仙台湾はさらに寒冷な環境にあり、年間最高水温は20℃に達せず、最低水温は7℃程度となる。

Table 7. The local faunas of penaeid shrimps in Japanese waters

Species distributed in Japan	Localities (Reference)												
	Tosa Bay (present report)	Kasaoka Bay (Yasuda, 1958)	Wakayama Pref. (Sakamoto and Hayashi, 1977)	Tokushima Pref. (Ueta, 1992)	Osaka Bay (Hayashi, 1974)	Tokyo Bay (Nakata, 1988)	Sendai Bay (Kosaka, 1972)	Yatsushiro Sea (Higo and Fu, 1988)	Ariake Sea (Ikematsu, 1963)	Yuya Bay (Kojima and Hanabuchi, 1981)	Nanao Bay (Motoh, 1972)	Hokkaido (Komai <i>et al.</i> , 1992)	Others*
<i>Atypopenaeus stenodactylus</i>	●	●	●	●	●			●	●	●			
<i>Fenneropenaeus chinensis</i>													a, b
<i>indicus</i>													c
<i>Heteropenaeus longimanus</i>													d, e
<i>Marsupenaeus japonicus</i>	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	
<i>Melicertus canaliculatus</i>													e, f
<i>latisulcatus</i>	●		●					●	●	●	●		
<i>longistylus</i>													f
<i>marginatus</i>	●		●										
<i>Metapenaeopsis acclivis</i>	●	●	●	●	●	●		●	●	●			
<i>aegyptia</i>	●												
<i>barbata</i>	●	●	●	●	●	●		●	●	●	●		
<i>dalei</i>	●		●	●	●		●	●	●	●		●	
<i>dura</i>	●									●			
<i>gallensis</i>	●												
<i>lamellata</i>	●	●		●				●	●	●	●	●	
<i>lata</i>	●			●									
<i>mogiensis mogiensis</i>	●								●				
<i>palmensis</i>	●		●										
<i>provocatria owstoni</i>	●		●							●			
<i>sinica</i>	●												
<i>toloensis</i>	●												
<i>Metapenaeus ensis</i>	●	●	●	●	●			●	●	●	●		
<i>joyneri</i>		●						●	●				
<i>intermedius</i>	●		●					●	●	●			
<i>moyebi</i>	●	●	●					●	●	●	●		
<i>Parapenaeopsis cornuta</i>	●								●				
<i>tenella</i>	●	●	●	●	●	●		●	●	●			
<i>Parapenaeus fissuroides fissuroides</i>	●												
<i>fissurus</i>	●		●										
<i>lanceolatus</i>	●			●									
<i>longipes</i>	●		●										
<i>murrayi</i>													
<i>sextuberculatus</i>	●												g, h
<i>Penaeopsis eduardoi</i>	●												
<i>Penaeus monodon</i>	●			●				●	●				
<i>semisulcatus</i>	●	●	●	●				●	●	●	●		
<i>Trachypenaeopsis richtersi</i>	●												
<i>Trachysalambria albicoma</i>	●												
<i>curvirostris</i>	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	
<i>longipes</i>	●												
<i>sp.</i>	●												
Number of species	35	11	17	13	8	5	3	15	16	15	8	4	-

* Alphabetic characters in "Others" of "Localities (Reference)" denote as follows; a, Suo-nada (Hara, *et al.*, 1969); b, Ariake Sea (Nakajima, 1987); c, Hyuga-nada and Lake Hamana (Hayashi *et al.*, 1992); d, Okinawa (Kamezaki, *et al.*, 1988); e, Okinawa (Hayashi, 1992); f, Okinawa (Tamashiro, *et al.*, 1989); g, Kushikino (Hayashi, 1992); h, Maisaka (Kubo, 1949).

クルマエビ科の分布の中心は熱帯の浅海域にあり、年間最低水温が15℃以下となる水域では種数は大幅に減少する (Dall *et al.*, 1990; Dall 1991)。我が国周辺の大陸棚型クルマエビ科の水平分布は、この説によってうまく説明することができる。すなわち、土佐湾は多くの大陸棚型クルマエビ科の主要分布域の北限に近く、テラオクルマ、ミマセアカエビ、ツノソリアカエビ、ギンヨウエビ、モギエビ、ミナミアカエビ、シナアカエビ、ミゾトラエビ、トサエビ、サルエビモドキ、シラガサルエビ、オキサルエビ、ナンセイサルエビは、水温15℃以下の期間が数ヵ月も続く我が国周辺の内湾域には棲息できない場合が多いと考えられる。

土佐湾周辺における採集個体数は僅かであったマイマイエビ、トラエビおよびスベスベエビは、瀬戸内海や有明海では優占種の一つとなっている (安田, 1956, 1958; 安田ら, 1957; 池松, 1963; 上田, 1990, 1992, 1996; 阪地, 1997)。これらは、土佐湾のような外洋に面した環境より瀬戸内海のような半閉鎖的な環境に適した種であると考えられる。

土佐湾大陸棚上部で優占種であったアカエビは、瀬戸内海のような半閉鎖的な環境にも多く棲息する (安田ら, 1957; 上田, 1996; 阪地ら, 1992; 阪地, 1997)。アカエビは、九州、瀬戸内海、東京湾以南の太平洋側、七尾湾以南の日本海側といった我が国周辺の広い水域に分布しており (林, 1992)、開放的および半閉鎖的な環境の両方に多い種であると考えられた。

キシエビとサルエビは、九州、瀬戸内海、太平洋、日本海といった我が国周辺の広い水域に生息し (林, 1992)、クルマエビとともに仙台湾 (小坂, 1972, 1977, 1979) や北海道 (駒井ら, 1992) というクルマエビ科

の分布域の中で最も寒冷な水域にまで生息している種である。また、両種とも潜砂能力に優れ、比較的粗い底質にも潜砂することができる (阪地, 1995)。したがって、これらの種は幅広い水温や底質への適応可能であると考えられた。

チクゴエビは、有明海 (Kubo, 1949; 池松, 1963) を除いて報告が少ないとされてきた (林, 1992)。土佐湾では、本種は波打ち際に近く底質の粗い水深10mまでの非常に狭い水域に多く分布した。このような特異な生息場所がこれまで報告の少なかった原因の一つであると考えられた。

本研究における調査水深の幅広さも土佐湾における種数の多さの原因となっている。他の研究における調査水域は内湾や大陸棚上部のみで、大陸棚下部や大陸斜面を含んでいないものが多い。したがって、大陸棚型のうち大陸棚下部に棲息する種、大陸棚—大陸斜面型、大陸斜面型が欠落している場合が多い。

我が国周辺から報告されているクルマエビ科のうち、本研究で確認されなかった種はコウライエビ、インドエビ *Fenneropenaeus indicus*, カクレクルマエビ *Heteropenaeus longimanus*, ミナミクルマ *Melricertus canaliculatus*, *M. longistylus*, シバエビ, ミナミサケエビ *Parapenaeus murrayi* の7種である。

コウライエビは黄海と渤海にのみ分布する種であり (林, 1992)、周防灘や不知火海における記録は人工種苗放流によるものである (原ら, 1969; 中島, 1987)。また、シバエビの分布は周防灘や三河湾といった比較的規模の大きな内湾に多く、外海に面した水域には分布していないようである (安田, 1958; 池松, 1963; 肥後, 符, 1988; 林, 1992; 徳田, 1994)。これら2種は土佐湾のような温暖な環境より大規模な干潟など別の環境を必要としていると考えられ、土佐湾における分布はあまり期待できない。

一方、インドエビは日向灘と浜名湖から (Hayashi *et al.*, 1992), カクレクルマエビは沖縄県から (亀崎ら, 1988; 林, 1992), ミナミクルマは沖縄県, 種子島, 浜名湖から (林, 1992), *M. longistylus* は沖縄県から (玉城ら, 1989), ミナミサケエビは静岡県と鹿児島県から (林, 1992), それぞれわずかに報告されている。これらの種の分布域は黒潮沿岸および上流域であることから、今後の調査で土佐湾から見いだされる可能性は高いと考えられる。

このように、土佐湾におけるクルマエビ科の種数が豊富であることの理由として、黒潮の影響で冬季でも水温15℃以下に低下しない温暖な大陸棚上部、干潟から大陸斜面までの多様な環境の存在があげられた。

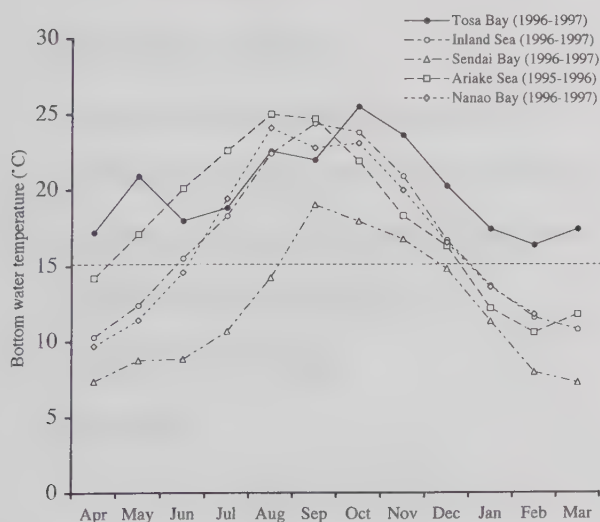


Fig. 11. Seasonal changes of water temperatures in the five waters where the penaeid shrimp fauna were reported

2. 土佐湾の小型底曳き網漁業で漁獲されるクルマエビ科エビ類

御置瀬漁協の小型底びき網漁業では、漁獲量と水揚げ金額に占める「小えび」の割合が最も高く、最も重要な漁獲物銘柄であることが明らかとなった。土佐湾のクルマエビ科動物相を反映して、「小えび」を構成する種数は多かったが、最も重要な種はアカエビであった。アカエビは小型底曳き網漁船の漁場である大陸棚上部に多く生息し、「小えび」の中では比較的大型となる種である。このため、漁獲物として重要な位置を占めていると考えられた。これに対し、同じように大陸棚上部に多く生息するキシエビは体サイズが小さく、土佐湾の小型底曳き網漁船が用いる漁網の目合では漁獲されない、または漁獲されても選別により投棄されてしまい、水揚げ物に含まれないと考えられた。

瀬戸内海各地における小型クルマエビ科エビ類の漁獲物の種組成をみると、多くの水域でサルエビが優占し、アカエビの占める割合は少ない（東海、阪地、1989）。これは、それぞれの水域の種組成を反映したものと考えられる。一方、体サイズの小さな種であるキシエビは、別府湾や伊予灘では漁獲物中に優占していたが（東海、阪地、1989）、土佐湾では生息量が多いにも関わらず漁獲物に占める割合は少なかった。したがって、漁獲物の種組成はその水域に生息する種の組成のみならず、地域におけるエビ類の利用形態を反映する場合もあると考えられた。

第3章 土佐湾大陸棚上部におけるクルマエビ科エビ類の鉛直分布構造

第2章では、土佐湾に棲息するクルマエビ科エビ類の分布パターンを5つに分け、そのうち、大陸棚型が23種と最も多いことが明らかとなった。第3章では、このような多くの種が棲息し、小型底びき網漁業の漁場となっている大陸棚上部におけるクルマエビ科エビ類の鉛直分布構造について述べる。

瀬戸内海では、漁場の底質によってクルマエビ科の優占種が異なることが知られている（宇都宮、1959；前川、1961；阪地、東海、1990）。土佐湾では、エビの種によって分布水深が異なることが報告されており（通山、林、1982）、漁業者も水深によってエビの種組成が異なることを経験的に知っている。しかし、クルマエビ科エビ類の鉛直的な種組成変化の要因を明らかにした研究はない。このようなクルマエビ科エビ類の鉛直分布構造の解明は、禁漁区や禁漁期の設定または種の選択的漁獲などの資源管理方策を検討する上で不可欠である。

材料と方法

第2章で述べた調査のうち、1994年4月～1997年3月における小型底びき網漁船によるビームトロール採集調査結果を用いた。調査期間を3つの調査年度に分け、水深5～55mを調査した1994年4月から12月までを1994調査年度、水深15～65mを調査した1995年4月から1996年3月までを1995調査年度、水深35～75mを調査した1996年4月から1997年3月までを1996調査年度とした。1回あたりの曳網時間は15～20分で、GPS航法装置に記録された曳き始めと曳き終わりの位置から求めた曳網距離と網口間隔（5m）から曳網面積を算出した。水深帯ごとに採集個体数と曳網面積から種ごとの生息密度指数（個体数/1,000m²）を求めた。

調査水域の底質粒度組成を調べるため、1998年6月に調査船こたか丸を用いてスミス・マッキンタイヤー型採泥器（採泥面積0.1m²）による採泥を行った。各水深帯とも調査水域の東部、中央部、西部の3ヵ所において採泥を行い、採泥器内の底泥から内径40mmのコアサンプラーを用いて表面下50mmまでを採取した。採取した底泥は、小礫（4～8mm）、細礫（2～4mm）、極粗砂（1～2mm）、粗砂（0.5～1mm）、中砂（0.25～0.5mm）、細砂（0.125～0.25mm）、極細砂（0.063～0.125mm）、シルト（＜0.063mm）の8区分に分け、それらの組成を求めた。それぞれの粒度区分について同じ水深帯の3ヵ所における値の平均値を求め、その水深帯の底質粒度組成とした。

種間の分布重なり合い指数には C''_s （Morisita, 1971）を用いた。また、2水深帯（A, B）間の種組成の類似度指数には C_λ （Morisita, 1959）を、その連結にはUPGMA（Sneath and Sokal, 1973）を用いた。 C''_s 、 C_λ はサンプルサイズの影響を受けない指数である（小林, 1995）。

$$C''_s = \delta_N (1 - \bar{\delta}_Z) / (1 - \delta_N) \bar{\delta}_Z$$

$$\delta_N = \sum_{i=1}^S M_i (M_i - 1) / [T(T - 1)]$$

$$\bar{\delta}_Z = \sum_{i=1}^S \sum_{j=1}^L n_{ij} (n_{ij} - 1) / \sum_{j=1}^L N_j (N_j - 1)$$

$$C_\lambda = 2n_{AB} \sum_i n_{iA} / [(\lambda_A + \lambda_B) N_A N_B]$$

$$N_A = \sum_i n_{iA}$$

$$N_B = \sum_i n_{iB}$$

$$\lambda_A = \sum_i n_{iA} (n_{iA} - 1) / [N_A (N_A - 1)]$$

$$\lambda_B = \sum_i n_{iB} (n_{iB} - 1) / [N_B (N_B - 1)]$$

水深帯別の種組成および底質粒度組成について、Bray-Curits ordination (Bray and Curtis, 1957) を用いて極座標付けを行った。これは、最も離れた水深 5 m と 75 m の相違度を座標付けのための主軸の両端に置き、残りの水深の相違度をこの主軸上に投影する方法である。ここでは、相違度指数として PD (PS_2 (Whittaker, 1952) の余数) を用いるのが一般的である (小林, 1995)。

$$PD = 100 - PS_2 = 50 \sum_i |n_{iA} / N_A - n_{iB} / N_B|$$

L : 地点 (水深帯) 数

S : 種数

T : 総個体数

n_{ij} : i 種の j 地点における個体数

M_i : i 種の総個体数

N_j : j 地点の総個体数

結 果

調査期間におけるクルマエビ科エビ類全体の水深別平均密度は、水深 45 m において最大値を示し、45 m 以浅では浅くなるほど、45 m 以深では深くなるほど低く、鉛直分布は単峰性となった (Fig. 12)。また、種組成は水深によって連続的に変化した (Fig. 13)。クルマエビ科全体の平均密度の最も低かった水深 5 m では、チクゴエビが 59% を占め、キシエビ (22%) とサルエビ (18%) の割合も多かった。水深 15 m では、キシエビ (32%)、シラガサルエビ (30%)、サルエビ (25%)

が多かった。水深 25 m では、キシエビ (50%) とシラガサルエビ (40%) が多く、チクゴエビは見られなくなった。水深 35 m では、それまでの浅い水深では非常に少なかったアカエビが最も多くなり (37%)、これに次いでキシエビ (31%)、シラガサルエビ (10%)、ツノソリアカエビ (7%)、ミマセアカエビ (7%) が多かった。クルマエビ科全体の平均密度が最大であった水深 45 m では、アカエビ (52%)、ミマセアカエビ (15%)、シナアカエビ (14%) が増加し、キシエビ (5%) とシラガサルエビ (0.5%) は大きく減少した。水深 55 m では、アカエビの減少 (28%) とシナアカエビの増加 (25%) がみられ、これらに次いでミマセアカエビ (20%) とナンセイサルエビ (17%) も多かった。水深 65 m では、シナアカエビが 62% を占め、ミマセアカエビ (15%)、アカエビ (12%)、ナンセイサルエビ (4%) は減少した。水深 5 m に次いでクルマエビ科全体の密度の低かった水深 75 m では、アカエビは 0.1% 以下となってほとんど姿を消し、シナアカエビ (56%) とミマセアカエビ (8%) も減少し、その他の種 (ほとんどが大陸棚-大陸斜面型のミナミシロエビ) の割合が 28% に増加した。

それぞれの水深帯で優占度の高かった主要 9 種の水深帯別平均密度は、最も浅い水深帯で密度の高かったチクゴエビを除いてほぼ単峰性の分布を示し、モードはチクゴエビで 5 m、サルエビで 15 m、シラガサルエビとキシエビで 25 m、ツノソリアカエビで 35 m、アカエビとミマセアカエビで 45 m、ナンセイサルエビで 55 m、シナアカエビで 65 m であった (Fig. 14)。このよ

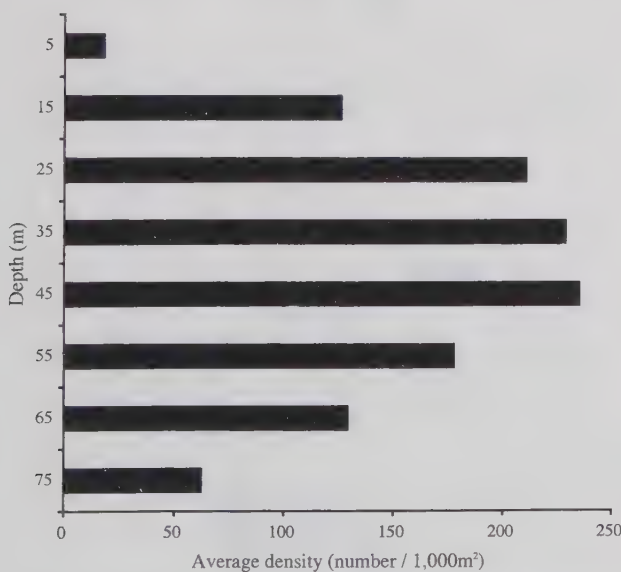


Fig. 12. Average density of penaeid shrimps in each depth in Tosa Bay from April 1994 to March 1997

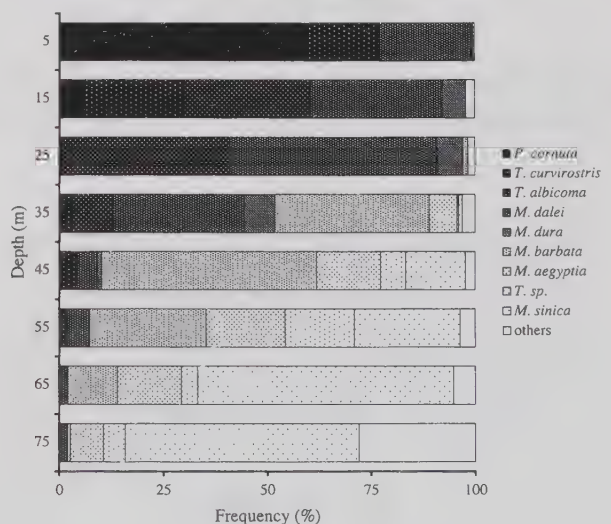


Fig. 13. Species compositions of penaeid shrimps in each depth in Tosa Bay from April 1994 to March 1997. Abbreviations *P.*, *T.* and *M.* denote *Parapenaeopsis*, *Trachysalambria* and *Metapenaeopsis*, respectively.

うに、主要種の分布水深は互いに重なり合いながらも、それらの分布の中心と範囲は少しずつずれており、水深の変化とともに種が交代した。

主要9種の月別水深別の密度によると、それぞれの種の密度は季節的に変化したものの、分布水深の幅には明瞭な季節変化は認められなかった (Fig. 15~23)。また、全種の分布水深の重なり合い指数 (C''_s) は0.22から0.63の間を変動するものの、その変動と季節の関係は明瞭ではなかった (Fig. 24)。さらに、水深別の種組成の類似関係をクラスター分析によって月別に検討した (Fig. 25~27)。これによると、1995年7月及び8月を除くすべての調査月で隣り合う水深およびクラスターの連結のみが観察された。1995年7月及び8月では35mと55mが45mに先がけて連結したが、7月では35~65mが、8月では35~55mがそれぞれ一つのクラスターとして認識され、45mが特異的な種組成を示し

たわけではなかった。また、各月の水深帯別種組成はそれぞれいくつかのクラスターに区分されるものの、調査期間を通した明瞭な種組成の区分は認められなかった。このように、土佐湾で見られたクルマエビ科エビ類の種組成の水深変化に伴う連続的な変化過程は、季節によらず安定していた。

水深による種組成の変化過程を詳しく見るため、水深5mを0、水深75mを100として各水深帯の種組成について極座標付けを行い、水深との対応を見た (Fig. 28)。これによると、種組成の極座標上の値は水深が深くなるほど大きくなったが、その変化過程は一様ではなく、35mから45mへの変化幅が31.5と最も大きく、65mから75mへの変化幅は3.1と非常に小さかった。このように、種組成の変化は水深に対応しているものの、その変化の割合は一定ではなかった。

調査水域における水深帯別の底質粒度組成の分析に

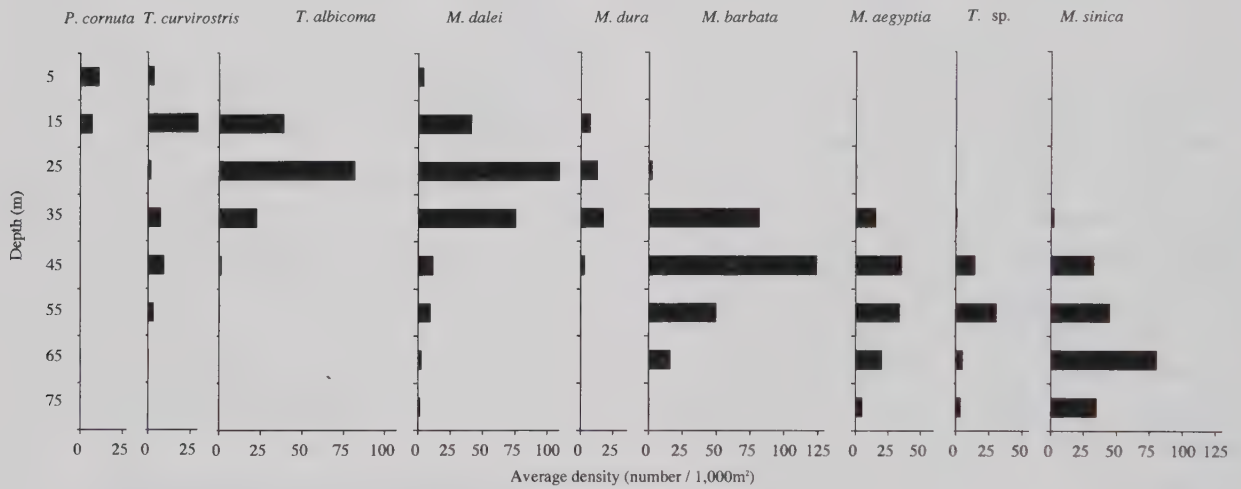


Fig. 14. Average density (number/1,000m²) in each depth of main nine species of continental shelf type penaeid shrimps in Tosa Bay from April 1994 to March 1977. Abbreviations *P.*, *T.* and *M.* denote *Parapenaeopsis*, *Trachysalambria* and *Metapenaeopsis*, respectively.

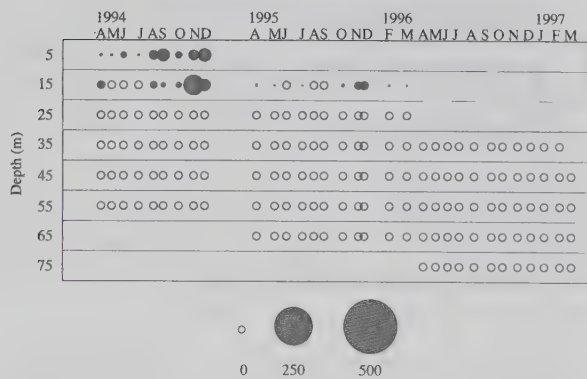


Fig. 15. Density (number/1,000m²) of *Parapenaeopsis cornuta* in each depth of Tosa Bay from April 1994 to March 1997

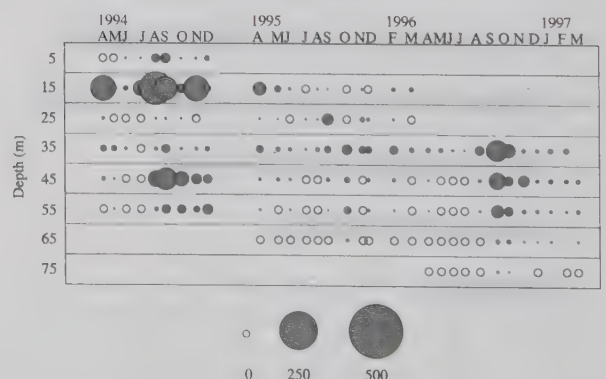


Fig. 16. Density (number/1,000m²) of *Trachysalambria curvirostris* in each depth of Tosa Bay from April 1994 to March 1997

よると、5～65mの水深帯では深くなるにしたがって粗い区分の減少と細かな区分の増加が連続的にみられ、65mと75mでは粒度組成はほとんど同じであった (Fig. 29)。底質粒度組成についても水深5mを0、水深75mを100として各水深帯の極座標付けを行い、種組成の極座標との対応を見た (Fig. 30)。これによると、

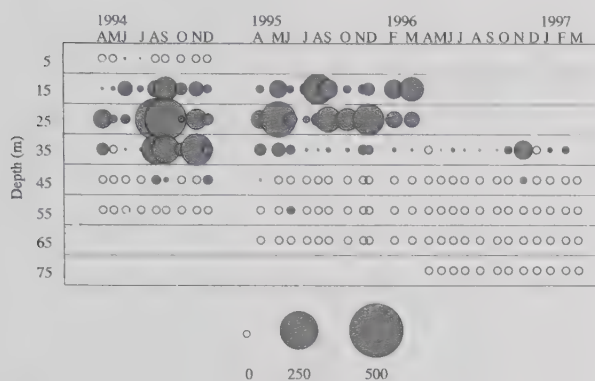


Fig. 17. Density (number/1,000m²) of *Trachysalambria albicoma* in each depth of Tosa Bay from April 1994 to March 1997

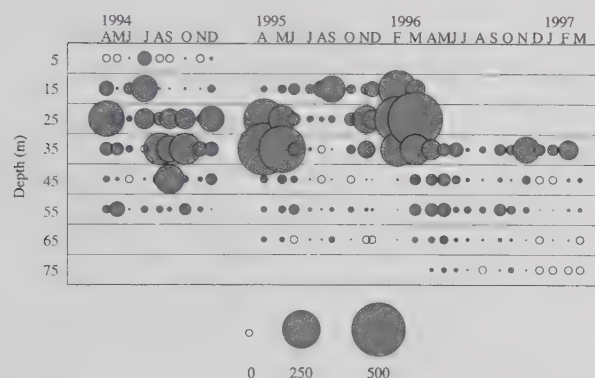


Fig. 18. Density (number/1,000m²) of *Metapenaeopsis dalei* in each depth of Tosa Bay from April 1994 to March 1997

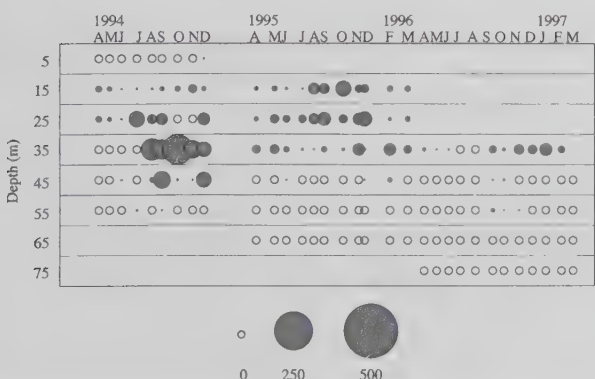


Fig. 19. Density (number/1,000m²) of *Metapenaeopsis dura* in each depth of Tosa Bay from April 1994 to March 1997

5 mから15mへの変化において種組成に比べて底質粒度組成で変化が大きかったことを除いて、底質粒度組成と種組成の変化過程はよく対応した。特に、底質粒度組成のほとんど変化しなかった65mから75mにかけて、種組成もほとんど変化しなかった。また、水深と種組成および底質粒度組成と種組成の極座標の関係それぞれ

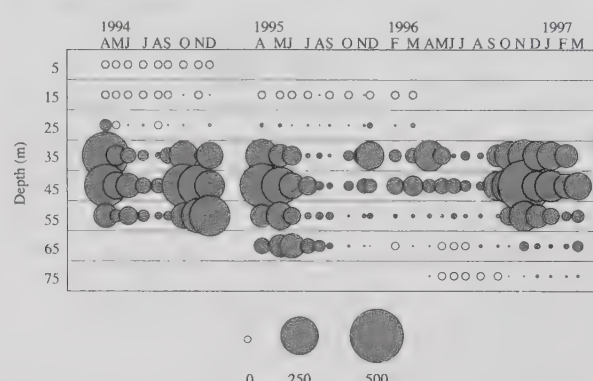


Fig. 20. Density (number/1,000m²) of *Metapenaeopsis barbata* in each depth of Tosa Bay from April 1994 to March 1997

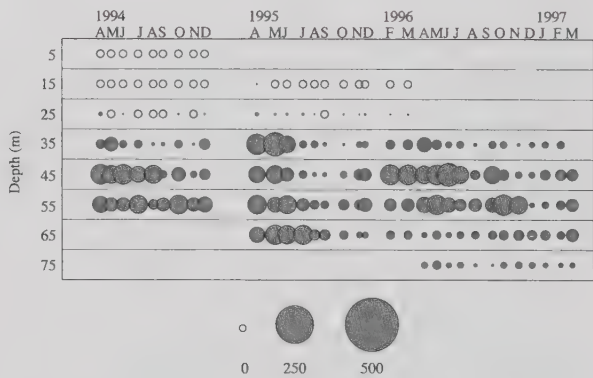


Fig. 21. Density (number/1,000m²) of *Metapenaeopsis aegyptia* in each depth of Tosa Bay from April 1994 to March 1997

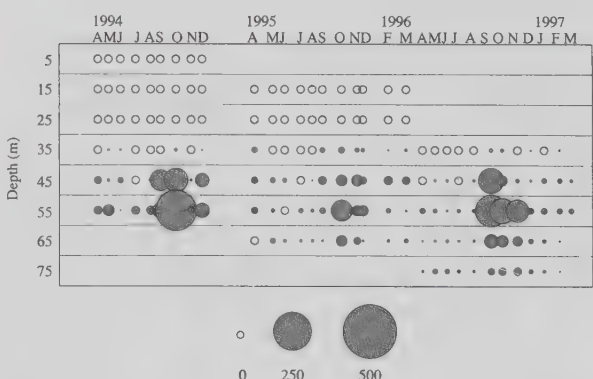


Fig. 22. Density (number/1,000m²) of *Trachysalambria* sp. in each depth of Tosa Bay from April 1994 to March 1997

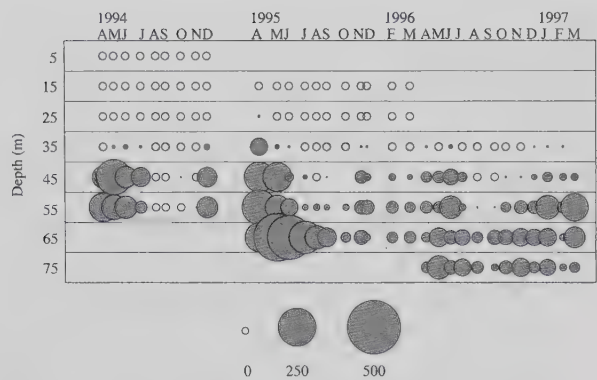


Fig. 23. Density (number/1,000m²) of *Metapenaeopsis sinica* in each depth of Tosa Bay from April 1994 to March 1997

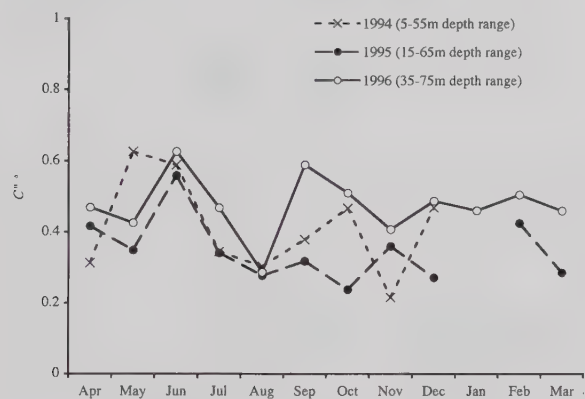


Fig. 24. Seasonal change of distributional overlap indexes (Morisita's C''_{δ}) of penaeid shrimps on the continental shelf of Tosa Bay from April 1994 to March 1997

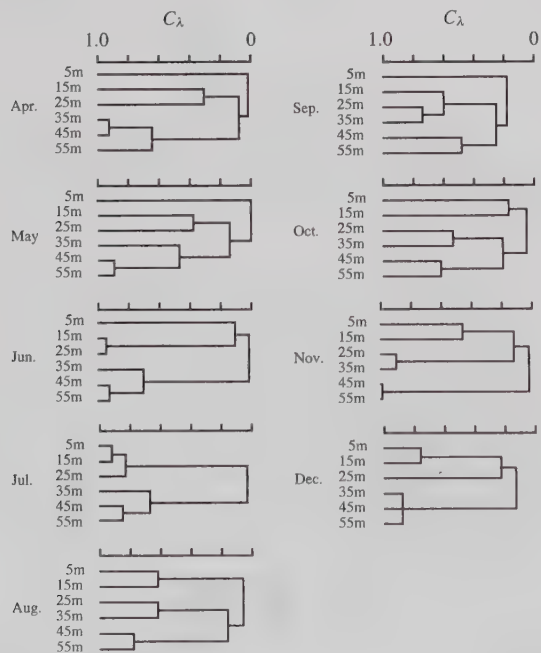


Fig. 25. Dendrograms of similarity indexes of species composition (Morisita's C_{λ}) in each depth of Tosa Bay in the 1994 research year



Fig. 26. Dendrograms of similarity indexes of species composition (Morisita's C_{λ}) in each depth of Tosa Bay in the 1995 research year

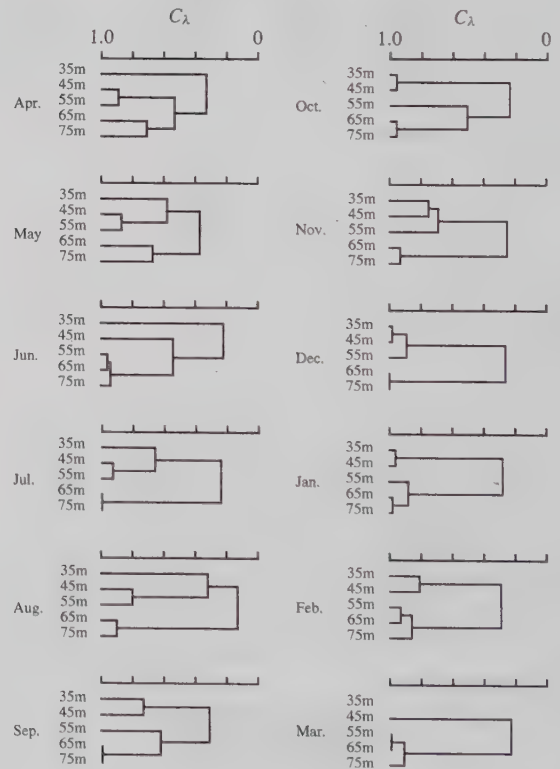


Fig. 27. Dendrograms of similarity indexes of species composition (Morisita's C_{λ}) in each depth of Tosa Bay in the 1996 research year

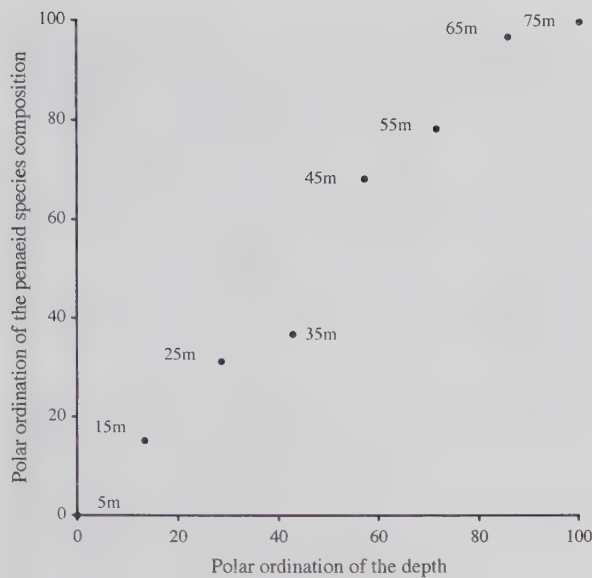


Fig. 28. Relationship of the polar ordinations of the depth and the penaeid species composition in the depth from 5 to 75m in Tosa Bay.

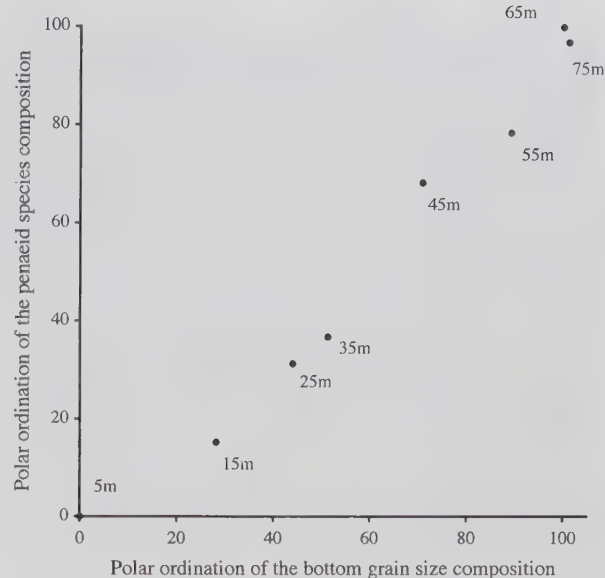


Fig. 30. Relationship of the polar ordinations of the bottom grain size composition and the penaeid species composition in the depth from 5 to 75m in Tosa Bay

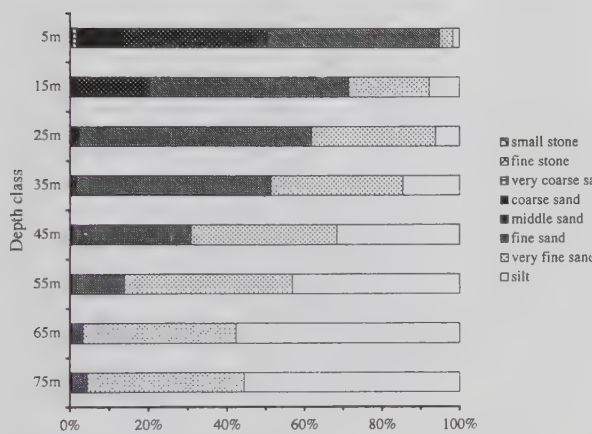


Fig. 29. Grain size composition of the bottom in each depth class of Tosa Bay. Grain size ranges are as follows; small stone, 4~8 mm; fine stone, 2~4 mm; very coarse sand, 1~2 mm; coarse sand, 0.5~1 mm; middle sand, 0.25~0.5 mm; fine sand, 0.125~0.25 mm; very fine sand, 0.063~0.125 mm; silt, <0.063 mm.

れにおいて水深35mから45mへの変化過程を比較すると、水深との関係における傾き（2.20）より底質粒度組成との関係における傾き（1.61）の方が1に近く、種組成の変化過程によく対応していた。

考 察

土佐湾大陸棚上に棲息するクルマエビ科エビ類全体の水深別平均密度は、水深45mをモードとする単峰性

の分布を示した。また、主要種の水深別平均密度は、それぞれ異なるモードと範囲を示した。その結果、水深別の種組成は連続的に変化し、クラスター分析によっても明瞭な群集区分を示さなかった。

潮間帯では潮汐による干出や波当たりなどの環境傾度が大きいため、生物の分布に顕著な帯状構造が見られる（Raffaelli and Hawkins, 1996）。潮下帯より下の水域では環境傾度は潮間帯ほど大きくはないが、そこでも生物群集は水深によっていくつかに区分されることが報告されている。我が国周辺では、Horikawa（1993）が土佐湾の水深800mまでの底棲真骨魚類群集を、栗原（1996）が若狭湾の水深220mまでのヒトデ類群集を、上田（1996）が紀伊水道徳島県側の水深60mまでのエビ類群集を、Kogure and Hayashi（1998）が佐渡海峡の水深530mまでの棘皮類群集を、それぞれクラスター分析によりいくつかに区分した。これらの研究では、群集区分の要因として水深による水温の違いを重視している。

クルマエビ科でも、水温の違いはそれぞれの種の分布を考える上で重要である。しかし、土佐湾の大陸棚上では、冬季には対流によって水深100m程度までの水温がほとんど均一となり、水深別の年間最低水温は水深変化に対応した傾度を示さない（通山ら, 1987; 斎藤, 1990）。また、夏季では浅いほど高水温となるものの、ほとんどのクルマエビ科エビ類の分布の中心は熱帯浅海域にあることから（Dall *et al.*, 1990; Dall 1991）、土佐湾大陸棚における夏の高水温が分布を制限すると

は考えにくい。このように、土佐湾大陸棚上部の底層水温環境は、水深変化に伴う種組成の連続的变化を説明することはできない。

瀬戸内海では漁場の底質によってクルマエビ科エビ類の優占種が異なるなど（宇都宮，1959；前川，1961；阪地，東海，1990），クルマエビ科の分布に対する底質の重要性はよく知られている。その要因として，クルマエビ科エビ類の多くが底質中に潜る行動を示し（Egusa and Yamamoto, 1961；Fuss, 1964），その底質選択性や粗い底質への潜砂能力は種によって異なることがあげられる（Williams, 1958；阪地，1995）。大型の個体の方が潜砂能力に優れているとの予想も可能である。しかし，Fig. 15～23に示した主要9種それぞれの分布水深範囲にはCL 5 mm程度から成体までが出現しており，潜砂能力は体サイズより種の違いに左右されると考えられた。飼育による観察でも，小型のキシエビは，より大型のアカエビやトラエビより粗い底質にまで潜砂可能であった（阪地，1995）。

本研究でも，底質の粒度組成とクルマエビ科種組成の変化過程はよく対応し，底質粒度組成がほとんど変化しなかった水深65mと75mでは種組成の変化が小さかった（Fig. 30）。水深5mから15mへの種組成の変化は底質粒度組成の変化ほど大きくなかったが，これは粗い底質に潜砂可能な種が限られていることによると考えられる（阪地，1995）。このように，土佐湾における大陸棚型クルマエビ科種組成の水深変化に伴う連続的变化の要因として，底質粒度組成の連続的变化が非常に重要であると考えられた。

クルマエビ科エビ類では捕食者から身を守るための潜砂行動が重要であり，その種の潜砂能力に適した底質粒度を有する水域にのみ棲息可能である。底質粒度組成が均一な水域では少数の種が優占してしまい，そこに生息可能な種数は制限されると考えられる。しかし，土佐湾大陸棚上部では底質粒度組成の連続的に変化によって種組成も連続的に変化し，多くの種が生息可能となっている。このように，土佐湾の大陸棚上部では，第2章で指摘したような温暖な環境を有するとともに，底質粒度が水深とともに連続的な変化をすることによってクルマエビ科種組成も変化し，種数が多くなると考えられた。

第4章 土佐湾大陸棚上における主要4種の成熟過程と産卵期

生物の資源管理を行う上で，対象生物の生活史を解明することは必須である。その一環として，第4章では土佐湾大陸棚上における優占種の繁殖生態を明らか

にする。

第3章で明らかにしたように，アカエビ属は土佐湾の小型底曳き網漁業で最も重要な漁獲物である。第4章では，アカエビ属で特に生息数の多かったキシエビ，アカエビ，シナアカエビ，ミマセアカエビの卵母細胞の発達過程を組織学的に観察し，これまで知られていた他のクルマエビ科との比較を行った。また，成熟に至ると考えられる卵母細胞の出現の季節変化，および生殖腺重量指数（GSI）と卵母細胞の発達段階との対応関係から，これら4種の産卵期を明らかにした。

クルマエビ科の卵母細胞の発達過程において，表層桿状体（cortical crypt）の出現が前成熟期の重要な指標となっている（Yano, 1988）。表層桿状体は産卵後に海水との反応によって卵を覆うゼリー状物質を放出する器官で（Clark *et al.*, 1980），その出現はクルマエビ科の卵母細胞の発達段階において一般的な現象であると考えられている（Dall *et al.*, 1990）。しかし，クルマエビ科で最も多くの種を含むアカエビ属において，卵母細胞の発達過程を観察した研究はない。

材料と方法

第2章に示した材料と方法で採集された標本のうち，土佐湾におけるそれぞれの種の分布水深を十分に捉えた調査年度，すなわちキシエビ（Fig. 18），アカエビ（Fig. 20），ミマセアカエビ（Fig. 21）では1995調査年度，シナアカエビ（Fig. 23）では1996調査年度の標本を用いた。雌の頭胸甲長（CL），体重（BW），生殖腺重量（GW）を測定し，生殖腺重量指数（ $GSI = 100GW/BW$ ）を求めた。これらの標本のうち，各月のGSIの最大値を示す標本を含む2～6個体の雌を組織学的観察に供した。キシエビではCL 6.6～16.2mmおよびGSI 0.50～10.20の32個体，アカエビではCL 12.8～26.3mmおよびGSI 0.43～12.80の31個体，シナアカエビではCL 7.1～20.7mmおよびGSI 0.58～8.25の31個体，ミマセアカエビではCL 7.5～17.5mmおよびGSI 0.56～9.22の29個体であった。

生殖腺の頭胸甲後部に位置する部分を摘出し，定法に従ってアルコール脱水，パラフィン抱埋，ミクロトームによる薄切（6 μ m），マイヤーのヘマトキシリン－エオジン染色を行った。卵母細胞の発達段階の定義にはYano（1988）を参考にした。卵母細胞の直径には，同一細胞の連続切片における最大長径を用いた。

結 果

キシエビの卵母細胞の発達段階は以下のように7つ

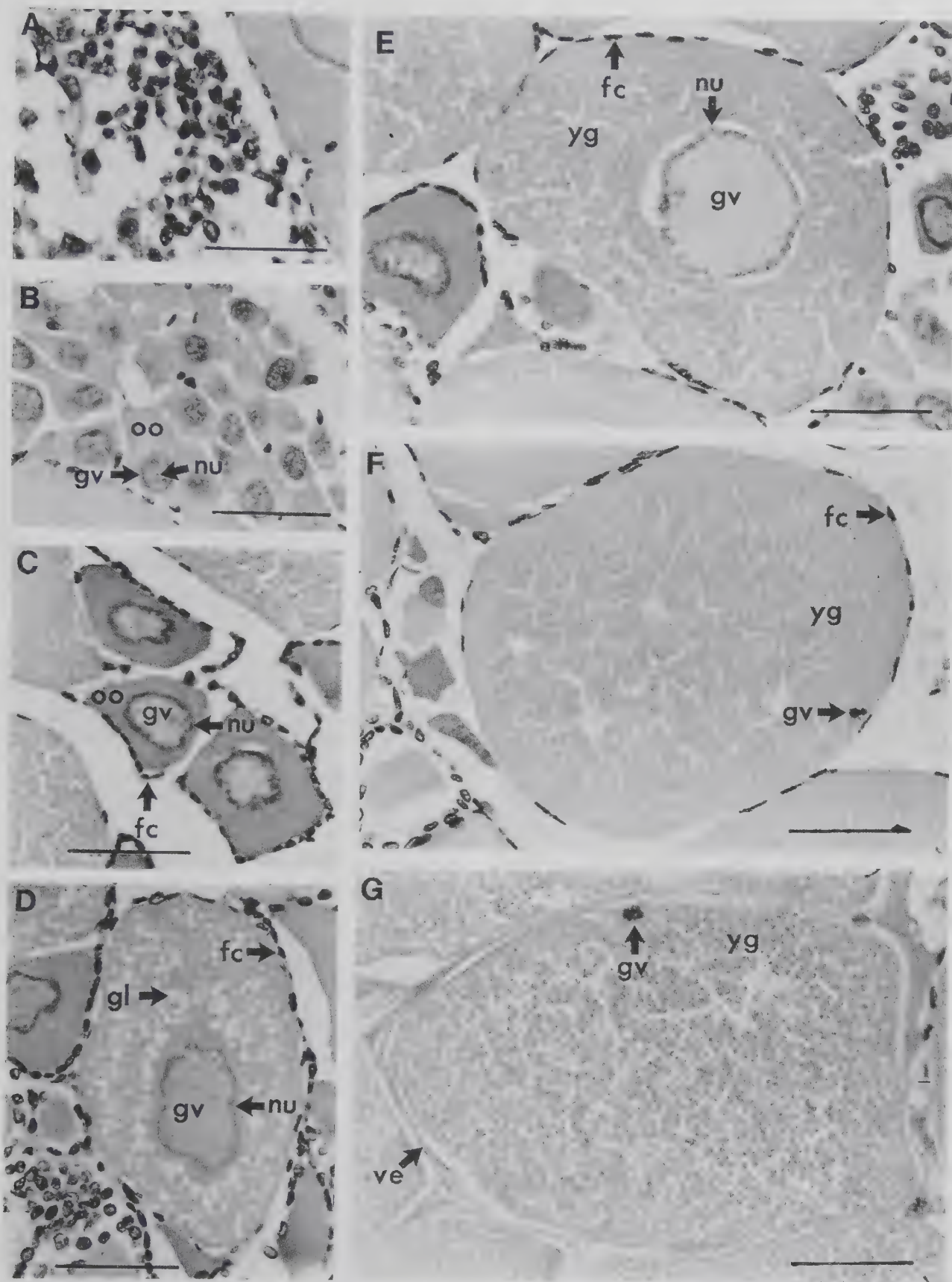


Fig. 31. Oocyte development of *Metapenaeopsis dalei*; A, Stage I; B, Stage II; C, Stage III; D, Stage IV; E, Stage V; F, Stage VI; G, Stage VII. Bars represent $50\mu\text{m}$ and abbreviations denote as follows; gv, germinal vesicle; oo, ooplasm; nu, nucleoli; fc, follicle cell; gl, globule; yg, yolk granule; ve, vitelline envelope.

に分けられた。

Stage I (Fig. 31A)：卵母細胞は強いヘマトキシリン染色性を示し、直径約 $10\mu\text{m}$ の球形である。細胞質は認められない。

Stage II (Fig. 31B)：細胞は直径 $10\sim 50\mu\text{m}$ であり、核は直径 $10\sim 30\mu\text{m}$ である。弱いヘマトキシリン染色性の細胞質が核の周りに現れる。ヘマトキシリン染色性の強い多数の仁は、直径 $10\sim 30\mu\text{m}$ の小型の細胞では核内に一様に散らばるが、直径 $30\sim 50\mu\text{m}$ の大型の細胞では核内の周辺部に位置する。

STAGE III (Fig. 31C)：細胞は直径 $50\sim 120\mu\text{m}$ であり、核は直径 $30\sim 50\mu\text{m}$ である。多数の仁が核内の周辺部に位置する。強いヘマトキシリン染色性を示す厚さ $2\sim 3\mu\text{m}$ の楯胞細胞が卵細胞を取り囲む。細胞質のヘマトキシリン染色性はStage IIより強い。

STAGE IV (Fig. 31D)：細胞は直径 $90\sim 170\mu\text{m}$ であり、核は直径 $30\sim 80\mu\text{m}$ である。多数の仁が核内の周辺部に位置する。細胞質と核のヘマトキシリン染色性は弱い。直径 $6\mu\text{m}$ 程度の多数の油球が細胞質中に現れる。細胞内における核の相対的な大きさはStage IIIより小さい。

STAGE V (Fig. 31E)：細胞は直径 $150\sim 210\mu\text{m}$ であり、核は直径 $30\sim 80\mu\text{m}$ である。多数の仁が核内の周辺部に位置する。エオジン染色性の強い直径 $2\sim 3\mu\text{m}$ の卵黄球が細胞質中に現れる。ヘマトキシリン染色性は、大きな核では弱い、収縮が始まった核では強くなる。

STAGE VI (Fig. 31F)：細胞は直径 $170\sim 300\mu\text{m}$ で、エオジン染色性の強い卵黄球で満たされる。細胞の周辺部は弱いヘマトキシリン染色性を示す。核は直径 $7\mu\text{m}$ 程度に収縮し、細胞の周辺部に移動し、ヘマトキシリン染色性が強くなる。

STAGE VII (Fig. 31G)：細胞の直径は $210\sim 280\mu\text{m}$ であり、楯胞細胞の代わりにヴィテリン膜が覆うことをのぞいて、Stage VIの形態と同じである。Stage VIIの卵母細胞は観察を行った32個体中1個体のみで確認された。

キシエビの卵母細胞では、上述の7つの発達段階を通して表層桿状体は現れなかった。アカエビ、シナアカエビ、ミマセアカエビの卵母細胞の形態は、Stage VIIを確認することができなかったことを除いてキシエビのものと同じであり、Stage VIにおいても表層桿状体は現れなかった (Fig. 32)。また、キシエビ (CL 14.8mm, GSI 7.42) ではStage III, V, VIIが、アカエビ (CL 15.6mm, GSI 6.9) ではStage III, V, VIが、シナアカエビ (CL 18.3mm, GSI 8.25) ではStage II, III, V, VIが、ミマセアカエビ (CL 14.6mm, GSI 5.93) ではStage II, III, VIの卵母細胞が、それぞれ共存していた (Fig. 33)。このようにキシエビ、アカエビ、シナアカエビ、ミマセアカエビでは、成熟の進んだStage VI またはVII の卵母細胞とともに、いろいろな発達段階の未成熟な卵母細胞が共存した。

卵母細胞の発達段階別に出現の季節変化を観察した。キシエビでは、Stage I~IVは毎月、Stage Vは6月と8月を除く毎月、Stage VIは4, 6, 7, 8, 10, 11, 3月に、Stage VIIは3月にのみ確認された (Table 8)。アカエビでは、Stage Vは5~10月の毎月、Stage VIは6, 8, 9, 10月に確認された (Table 9)。シナアカエビでは、Stage Vは5~11月の毎月、Stage VIは5, 7, 8月に確認された (Table 10)。ミマセアカエビでは、Stage Vは5~9月の毎月、Stage VIは5, 6, 7, 10月に確認された (Table 11)。このように、Stage V以上に発達した卵母細胞は、キシエビでは周年、アカエビ、シナアカエビ、ミマセアカエビでは初夏から秋

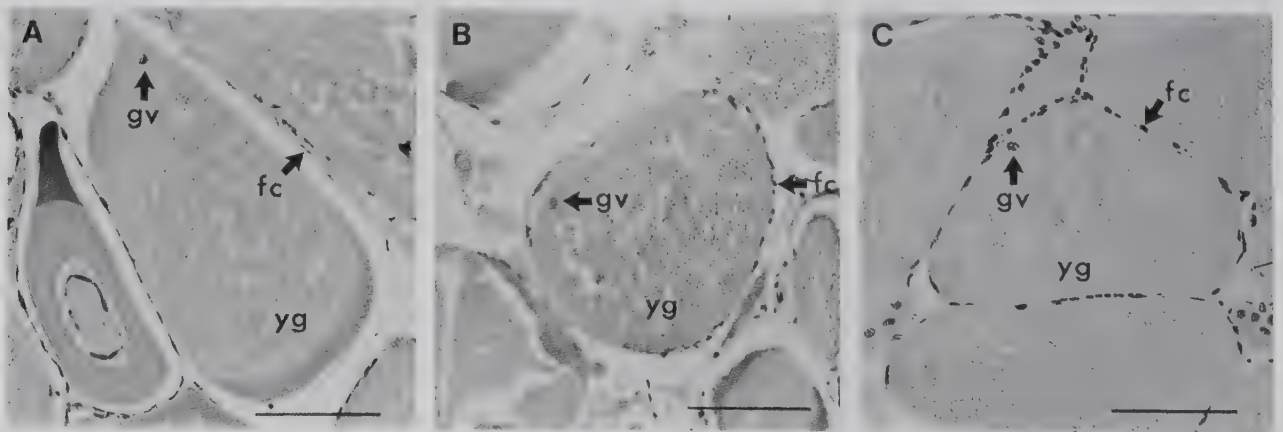


Fig. 32. Stage VI (late phase of the pre-maturation stage) oocytes of the *Metapenaeopsis* shrimps: A, *M. barbata* (CL 15.6mm, GSI 6.9); B, *M. sinica* (CL 18.3mm, GSI 8.25); C, *M. aegyptia* (CL 14.6mm, GSI 5.93); fc, follicle cell; gv, germinal vesicle; yg, yolk granule; bars, $100\mu\text{m}$.

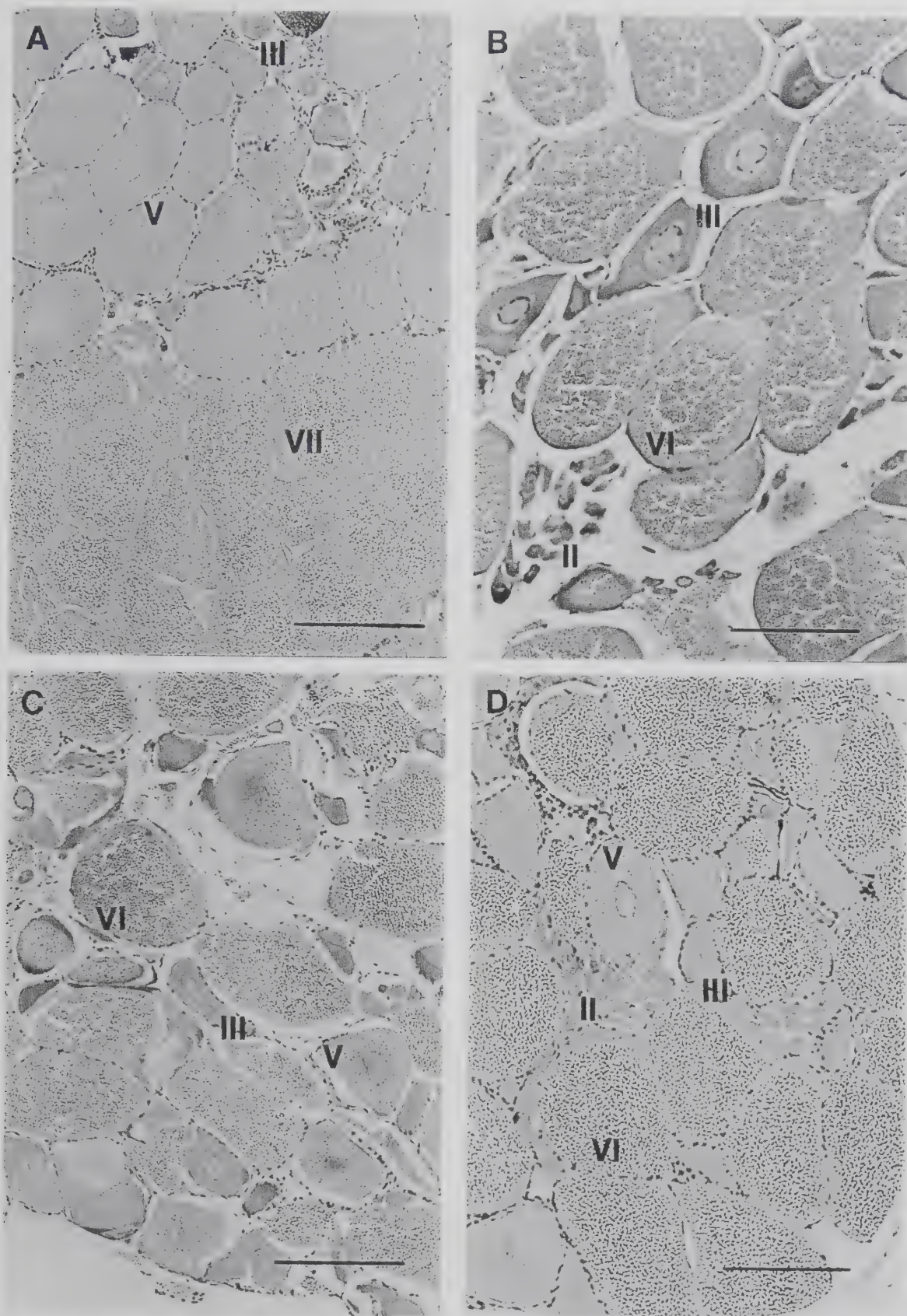


Fig. 33. Sections of the ovary of the *Metapenaeopsis* shrimps including Stage VII (maturation stage) or VI (late phase of the pre-maturation stage) oocytes: A, *Metapenaeopsis dalei* (CL 14.8mm, GSI 7.42), bar 200 μ m; B, *M. barbata* (CL 15.6mm, GSI 6.9), bar 100 μ m; C, *M. sinica* (CL 18.3mm, GSI 8.25), bar 100 μ m; D, *M. aegyptia* (CL 14.6mm, GSI 5.93), bar 100 μ m. Roman numerals denote the developmental stages respectively.

に出現した。

GSIと卵母細胞の発達段階との対応を検討するために、GSIクラス別にStage VおよびVI-VIIの卵母細胞を有する個体の出現割合をみた。キシエビでは、GSI<2で16.7および0%，2≤GSI<4で28.6および0%，4≤GSI<6で62.5および12.5%，6≤GSI<8で33.3および66.7%，8≤GSI<10で0および100%であった（Fig. 34）。アカエビでは、GSI<2でどちらも0%，2≤GSI

<4では50.0および40.0%，4≤GSI<6では66.7および33.3%，6≤GSI<8では33.3および66.7%であった（Fig. 35）。シナアカエビでは、GSI<2でどちらも0%，2≤GSI<4では85.7および14.3%，4≤GSI<6では83.3および16.7%，6≤GSI<8では66.7および33.3%，8≤GSI<10で0および100%であった（Fig. 36）。ミマセアカエビでは、GSI<2で25.0および0%，2≤GSI<4では50.0および0%，4≤GSI<6では42.9および57.1

Table 8. Oocyte developmental stages occurred in the ovary of *Metapenaeopsis dalei* collected in Tosa Bay from April 1995 to March 1996

Stage	1995 Apr.	May	June	July	Aug.	Sep.	Oct.	Nov.	Dec.	1996 Feb.	Mar.
I	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
II	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
III	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
IV	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
V	+	+	—	+	—	+	+	+	+	+	+
VI	+	—	+	+	+	—	+	+	—	—	+
VII	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+

Table 9. Oocyte developmental stages occurred in the ovary of *Metapenaeopsis barbata* collected in Tosa Bay from April to November in 1995

Stage	1995 Apr.	May	June	July	Aug.	Sep.	Oct.	Nov.
I	+	+	+	+	+	+	+	+
II	—	+	+	+	+	+	+	+
III	—	+	+	+	+	+	+	+
IV	—	+	+	—	—	+	—	—
V	—	+	+	+	+	+	+	—
VI	—	—	+	—	+	+	+	—

Table 10. Oocyte developmental stages occurred in the ovary of *Metapenaeopsis sinica* collected in Tosa Bay from April 1996 to March 1997

Stage	1996 Apr.	May	June	July	Aug.	Sep.	Oct.	Nov.	Dec.	1997 Jan.	Feb.	Mar.
I	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
II	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
III	—	+	+	+	+	+	+	+	+	—	—	+
IV	—	+	—	+	+	—	+	+	—	—	—	—
V	—	+	+	+	+	+	+	+	—	—	—	—
VI	—	+	—	+	+	—	—	—	—	—	—	—

Table 11. Oocyte developmental stages occurred in the ovary of *Metapenaeopsis aegyptia* collected in Tosa Bay from April 1995 to March 1996

Stage	1995 Apr.	May	June	July	Aug.	Sep.	Oct.	Nov.	Dec.	1996 Feb.	Mar.
I	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
II	+	+	+	+	+	+	+	—	—	+	—
III	+	+	+	+	+	+	+	—	—	—	—
IV	—	+	+	+	+	—	+	+	+	—	—
V	—	+	+	+	+	+	—	—	—	—	—
VI	—	+	+	+	—	—	+	—	—	—	—

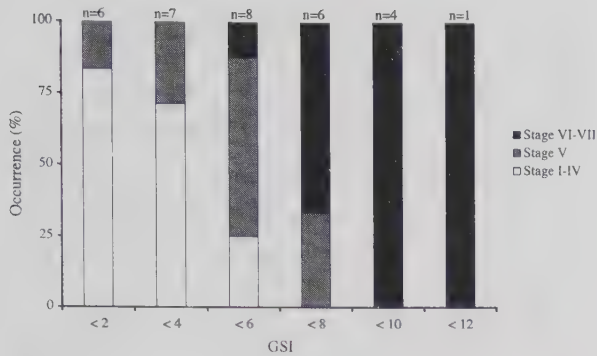


Fig. 34. Relationship between the GSI class and percentage occurrence of oocytes in Stage V (yolk granule stage and early phase of pre-maturation stage) and Stage VI~VII (late phase of the pre-maturation stage after germinal vesicle shrinking and migration to the margin of the oocyte, maturation stage) in *Metapenaeopsis dalei* in Tosa Bay

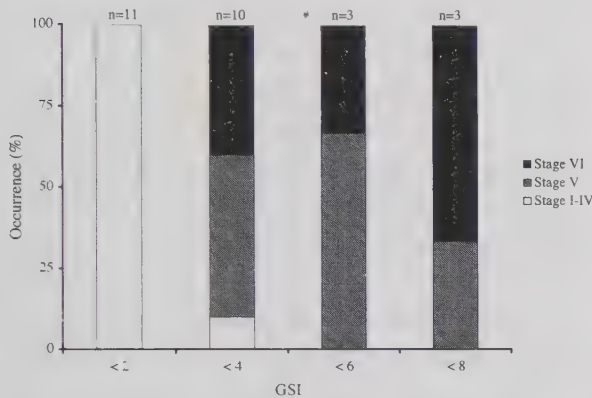


Fig. 35. Relationship between the GSI and percentage occurrence of oocytes in Stage V (yolk granule stage and early phase of pre-maturation stage) and Stage VI (late phase of the pre-maturation stage after germinal vesicle shrinking and migration to the margin of the oocyte) in *Metapenaeopsis barbata* in Tosa Bay

%, $6 < \text{GSI} < 8$ では100および0%, $8 \leq \text{GSI} < 10$ で33.3および66.7%であった (Fig. 37)。このように, GSIの高い個体ほどStage VおよびStage VI-VIIに発達した卵母細胞の出現率は高く, キシエビではGSI 4以上, アカエビ, シナアカエビ, ミマセアカエビではGSI 2以上の個体の50%以上が, 卵黄の蓄積の進んだStage V以降の卵母細胞を有していた。

考 察

クルマエビ科の卵母細胞の発達段階は, クルマエビにおいて組織学的に詳しく観察され, 10段階に区別されている (Yano, 1988)。本研究におけるキシエビの

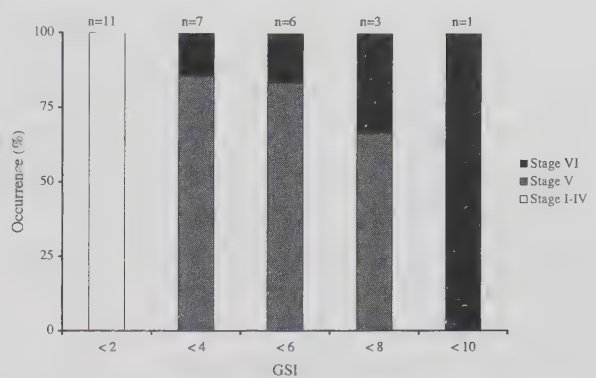


Fig. 36. Relationship between the GSI and percentage occurrence of oocytes in Stage V (yolk granule stage and early phase of pre-maturation stage) and Stage VI (late phase of the pre-maturation stage after germinal vesicle shrinking and migration to the margin of the oocyte) in *Metapenaeopsis sinica* in Tosa Bay

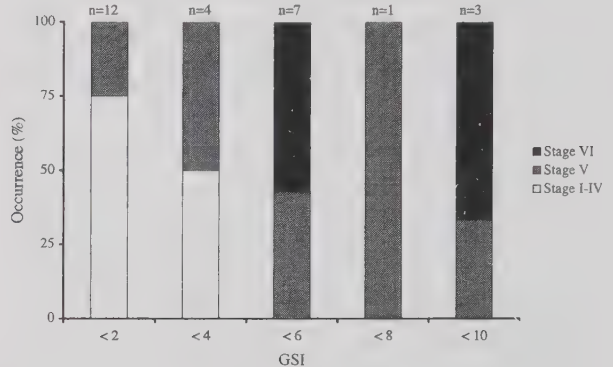


Fig. 37. Relationship between the GSI and percentage occurrence of oocytes in Stage V (yolk granule stage and early phase of pre-maturation stage) and Stage VI (late phase of the pre-maturation stage after germinal vesicle shrinking and migration to the margin of the oocyte) in *Metapenaeopsis aegyptia* in Tosa Bay

卵母細胞の発達段階は, 次のようにクルマエビのものに対応させることができる。

Stage I は接合期 (synapsis stage) であり, Stage II は染色仁期 (chromatin nucleus stage) と周辺仁期前期 (early perinucleolus stage) を含む。Stage III は櫛胞細胞の出現により周辺仁期後期 (late perinucleolus stage) に相当する。Stage IV の細胞質中に油球が出現したことから, 油球期 (oil globule stage) I, II および無卵黄期 (yolkless stage) を含むと考えられた。Stage V は細胞質中における卵黄球の出現および核の縮小と周辺部への移動 (Germinal Vesicle Break Down, GVBD) の始まりが認められ, 卵黄球期 (yolk granule stage) と前成熟期 (pre-

maturation stage)の前期を含むと考えられた。しかし、クルマエビにおける前成熟期の指標として重要な表層桿状体は認められなかった。Stage VIは核の縮小と周辺部への移動が起こっており、前成熟期の後期に相当したが、やはり表層桿状体は認められなかった。Stage VIIは嚢胞細胞が消失していることから排卵後の成熟期 (maturation stage) に相当すると考えられた。この産卵直前の段階においても表層桿状体は認められなかった。

表層桿状体 (cortical crypts, jelly-like substance, cortical specializations, rod-shaped bodies, peripheral bodiesなどの名称で呼ばれる) はこれまでに卵母細胞が観察されたすべてのクルマエビ科とイシエビ科で報告されており (Hudinaga, 1942; King, 1948; 池松, 1963; 岡, 白旗, 1965; 岡, 1967; Tuma, 1967; Martosubroto, 1974; Anderson *et al.*, 1984; Yano, 1988; Tan-Fermin and Pudadera, 1989; Medina *et al.*, 1996; 日下部, 1997), その出現はクルマエビ科の卵母細胞における前成熟期の重要な指標とされてきた (Dall *et al.*, 1990)。しかし、キシエビ、アカエビ、シナアカエビ、ミマセアカエビでは、GVBDが起こっているStage VIにおいても表層桿状体は出現せず、キシエビでは排卵されたStage VIIでさえ表層桿状体は出現しないことが確認された。ここで扱ったアカエビ属4種ともに表層桿状体が出現しなかったことから、表層桿状体が出現しないことはアカエビ属に一般的な形質である可能性が強いと考えられた。また、他のエビの分類群でも卵母細胞に表層桿状体を持たない種が観察された場合、本研究で定義したキシエビの卵母細胞の発達段階区分が適用できると考えられる。

表層桿状体は卵が産卵された時に海水との反応によって卵を覆うゼリー状物質を放出し (Clark and Lynn, 1977; Pillai and Clark, 1987), 結果として卵の体積は減少する (Clark *et al.*, 1980)。表層桿状体を持つクルマエビでは、成熟期卵母細胞の直径は224~288 mm (Yano, 1988), 放出された卵の直径は0.24mmおよび第1ノープリウスの体長は0.30~0.34mm (水温27~29°C) である (Hudinaga, 1942)。これに対し、表層桿状体を持たないキシエビでは、本研究で示された成熟期卵母細胞の直径は210~280mmとクルマエビとほぼ同じであったが、放出された卵の直径0.35mmおよび第1ノープリウスの体長0.35~0.41mm (水温24.0~26.0°C) であり (Choi and Hong, 2001), クルマエビより大きい。キシエビの卵はゼリー状物質が放出されないために産卵後の容積減少が起こらず、このような結果となったと考えられた。しかし、キシエビと同じく表層桿状体を持たないと考えられるアカエビでは、

放出された卵の直径215mmおよび第1ノープリウスの体長0.296mm (水温27°C) であり (Ronquillo and Saisho, 1997), クルマエビやキシエビより小さい。したがって、クルマエビ科における表層桿状体の有無による卵径やふ化幼生の体サイズの変化は未だ明らかとは言えない。このため、飼育実験を行って水温による卵径やふ化幼生の体サイズの変化を明らかにすることが必要である。

Clark and Lynn (1977), Clark *et al.* (1980), Pillai and Clark (1987) が行ったような卵と海水との反応の直接的な観察は、アカエビ属では未だ行われていない。ゼリー状物質の放出は受精時ではなく卵の海水との接触時に起こることから (Clark and Lynn, 1977; Pillai and Clark, 1987), 精子の誘導や捕捉といった受精の促進がゼリー状物質の役割であると思われる。したがって、卵母細胞に表層桿状体を持つ種と持たない種では、産卵から受精までの過程が異なる可能性があり、生物学的に興味深い。

同一卵巣内に成熟の進んだStage VIまたはVIIの卵母細胞といろいろな発達段階の未成熟な卵母細胞が共存したことから、ここで観察を行った4種のアカエビは同一産卵期に複数回の産卵を行うと考えられた。同一産卵期における複数回産卵は、西オーストラリアのフトミズエビ (Penn, 1980), オーストラリア北部のカーペンタリア湾の *Fenneropenaeus merguensis* (Crocos and Kerr, 1983), 大阪湾のサルエビ (日下部, 1997) などの他のクルマエビ科でも報告されている。

日本周辺のクルマエビでは、産卵後から新たな卵黄球期の卵母細胞が確認されるまでに37日間かかっている (Yano, 1984)。一方で、卵母細胞においてGVBDの進行する時間は5~11時間であり、前成熟期以降の卵母細胞が産卵されるまでの時間は非常に短い (Yano, 1988)。したがって、キシエビ、アカエビ、シナアカエビ、ミマセアカエビにおいても、GVBDの進行しているStage VI, VIIでは産卵に至るまでの時間は非常に短いと考えられる。また、Stage Vは前成熟期前期を含むことから、この段階の卵母細胞にも産卵までの時間が短いものが存在すると考えられた。したがって、Stage Vの出現を産卵の指標とすることができ、Stage VIまたはVIIとともにStage Vの卵母細胞が同一卵巣内に確認されたこれら4種の産卵間隔はかなり短いと考えられた。今後、産卵期中の産卵回数と1回当たりの産卵数を明らかにする必要がある。

GSIと産卵の指標と考えられたStage Vの出現率の対応から、キシエビではGSI 4以上で、アカエビ、シナアカエビ、ミマセアカエビではGSI 2以上が成熟していると考えられた。また、アカエビ、シナアカエビ、

ミマセアカエビではStage V以上に発達した卵母細胞は5～10月または5～11月に出現しており、この間に産卵が行われたことが示された。一方、キシエビでは、Stage V以上に発達した卵母細胞は毎月出現しており、周年にわたって産卵が行われていることが示された。

我が国周辺の浅海域に生息するクルマエビ科の産卵期は、多くの種において夏を中心とした高水温期であるとされてきた（Hudinaga, 1942; 安田, 1949, 1956; 前川, 八柳, 1953, 1954, 1955, 1956a, 1956b, 1957a, 1957b; 池松, 1963; 田染, 能津, 1970; 小坂, 1977, 1979; 上田, 1987, 1990; 宮本, 有江, 1992; 阪地ら, 1992; 安部ら, 1995; 日下部, 1997）。アカエビの産卵期は瀬戸内海（前川, 八柳, 1953; 阪地ら, 1992）や有明海（池松, 1963）で初夏から秋であると報告されている。キシエビにおいても、周防灘（八柳, 前川, 1957a）や仙台湾（小坂, 1977）では7, 8月にのみ成熟した個体が報告されている。シナアカエビとミマセアカエビでは産卵期は報告されていない。

本研究では、キシエビ、アカエビ、シナアカエビ、ミマセアカエビの卵母細胞は、これまで知られている他のクルマエビ科エビ類のものと異なり、排卵までの発達段階のすべてにおいて表層桿状体を持たないことを明らかとし、そのような形質はアカエビ属に一般的であると考察した。また、これら4種は同一産卵期内に複数回の産卵を行うと考えられた。土佐湾におけるアカエビ、シナアカエビ、ミマセアカエビの産卵期は初夏から秋であり、これまでの我が国周辺の多くのクルマエビ科エビ類についての報告とほぼ同じであることが明らかとなった。一方で、キシエビの周年にわたる産卵は、我が国周辺のみならず温帯域のクルマエビ科エビ類で初めて確認された。

第5章 土佐湾大陸棚上における主要4種の成長と個体群構造

我が国におけるアカエビ属などの小型クルマエビ科エビ類の生活史の研究は、小型底びき網漁業の盛んな瀬戸内海を中心に行われてきた。これらの中には、研究者や水域によって成長や寿命で異なる結果が示されているものもあり（安田, 1956; 八柳, 前川, 1957a; 前川, 1961; 池松, 1963; 小坂, 1977; 松宮, 岡, 1977; 阪地ら, 1992）、議論が十分とは言えない。ここでは、土佐湾大陸棚上におけるクルマエビ科主要4種の生活史の解明の一環として、第4章で明らかにした産卵生態に関する知見、および頭胸甲長（CL）組成およびCL階級別のGSI組成の季節変化から、成長および個体群の世代構造を明らかにする。また、他水域における結

果との比較を行う。

材料と方法

第2章に示した材料と方法で述べた標本のうち、土佐湾におけるそれぞれの種の分布水深を十分に捉えた調査年度、すなわちキシエビ（Fig. 18）、アカエビ（Fig. 20）、ミマセアカエビ（Fig. 21）では1995調査年度、シナアカエビ（Fig. 23）では1996調査年度の標本を用いた。各月、標本が採集されたすべての水深帯において雌雄各50個体、採集個体数が各50個体に満たない場合は全個体の頭胸甲長（CL）を測定した。これらの標本の中から雌雄各20個体、採集個体数が各20個体に満たない場合は全個体の体長（BL）と体重（BW）を測定し、雌については生殖腺重量（GW）の測定により生殖腺重量指数（ $GSI = 100 \text{ GW/BW}$ ）を求めた。一部には、第4章で観察した生殖腺の組織学的観察の結果も用いた。ここで用いた標本には第4章で用いたものも含む。

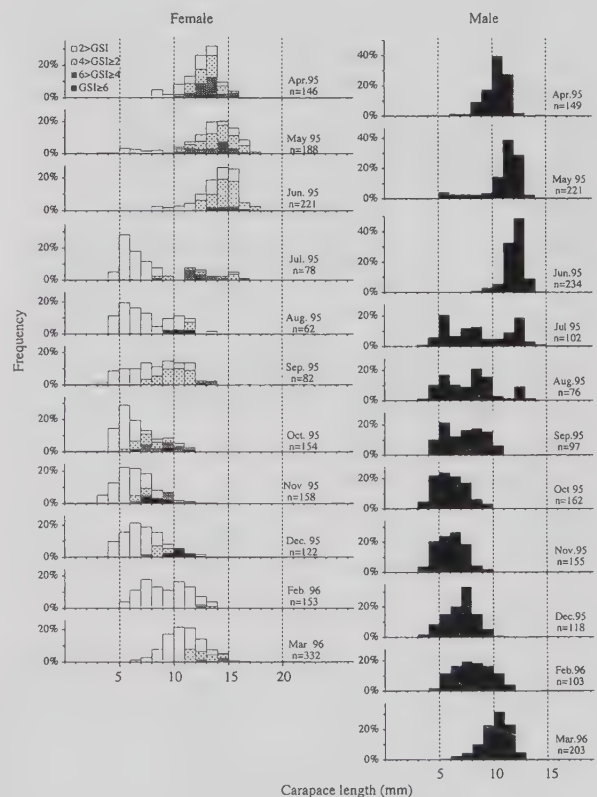


Fig. 38. Monthly changes in the carapace length compositions of *Metapenaeopsis dalei* in Tosa Bay from April 1995 to March 1996 with indication of female GSI classes in each CL class

結 果

1. キシエビ *Metapenaeopsis dalei*

1995調査年度における雌雄別のCL組成の季節変化および雌のCL階級別のGSI組成の季節変化をFig. 38に示した。

CL組成から、4～7月の雌および4～8月の雄では大型群、7～12月では雌雄とも小型群、2～3月では雌雄ともそれらの中間的な組成となる変化が概観できた。また、GSI 4以上に発達した生殖腺を有する雌が周年にわたって出現した。雌の成熟が始まる体サイズは大型群ではCL 10～14mmであったが、10～12月の小型群ではCL 6～8mmであった。

4～7、8月の大型群は、雌CL 10～18mmおよび雄CL 8～15mmの範囲にあった。期間中にモードおよびCL 範囲が右へ移動したことにより成長が確認され、最大で雌CL 17.2mmおよび雄CL 14.9mmとなった。4～5月ではCL 10mm以上および6月ではCL 13mm以上の雌で生殖腺の発達が見られ、第4章で成熟の指標としたGSI 4以上の個体が常に出てきた。この大型群とは別に、5月に雌雄ともCL 3～10mmの小型群がわずかに現れた。しかし、この群では雌の生殖腺の発達は見られず、6月以降における存在は明瞭ではなかった。

7～12月の小型群では、体サイズは最大個体でも雌CL 13.5mmおよび雄CL 10.8mmであった。7～12月には常にCL 3～5 mmの小型個体が出て続けたことから、新規発生個体の加入が常に起こっていたことが示された。8～9月の雌および7～9月の雄では、5～6 mmのモードの他に雌9～11mmおよび雄8～9 mmにもモードがあったが、10月には雌雄とも5～6 mmの

モードのみとなった。11月には雌5～6 mmおよび雄6～7mmに、12月には雌6～7 mmおよび雄7～8 mmにモードを持つ単峰性となった。GSI 4以上を示す個体は、7月にはCL 8 mm以上で、8月にはCL 9 mm以上で、9月にはCL 12mm以上で観察された。10月以降には生殖腺の発達し始める体サイズは小型化し、GSI 4以上を示す個体は10、11月にはCL 6 mm以上で、12月にはCL 7 mm以上で観察された。

2～3月には、雌雄ともCL 5 mm以下の個体が採集されなくなったことおよびCL範囲とモードの右への移動により、加入の中断と成長が示された。これにより、前年の4～7、8月に観察された大型群につながるものが示唆された。2月には発達した生殖腺を持つ雌個体の割合は大きく減少したが、GSI 4以上の個体が1個体採集された。3月にはCL 11mm以上のもので生殖腺の発達が見られ、GSI 4以上のものもあった。

採集されたキシエビ標本の体サイズは雌CL 3.0～17.2mmおよび雄CL 3.3～14.9mmであり、CLとBLの関係は雌で $BL=3.89 CL+2.66$ ($r=0.994$, $n=767$)、雄で $BL=4.44 CL-0.14$ ($r=0.991$, $n=808$)であった (r , 相関係数; n , 測定個体数)。毎月の雌雄の体サイズは雌の方が大きい場合が多かった。そこで、コルモゴロフ-スミルノフの二標本検定を用いて世代別に雌雄のCL組成の違いを検定したところ、4、5、6、2、3月の大型群および9月の小型群において1%の危険率で有意差が認められた (Table 12)。つまり、2～6月の大型群では雌の体サイズは雄より大きくなるのに対し、9月を除く7～12月の小型群では雌雄の体サイズに差は認められなかった。

Table 12. Results of Kolmogorov-Smirnov test between the carapace length compositions of female and male of *Metapenaeopsis dalei* in Tosa Bay from April 1995 to March 1996

Generation	Date	Number		D
		Female	Male	
Large generation	Apr.95	146	149	0.685**
	May.95	194	221	0.627**
	Jun.95	221	234	0.684**
	Jul.95	21	37	0.320
Small generation	Jul.95	57	65	0.163
	Aug.95	62	76	0.142
	Sep.95	82	97	0.255**
	Oct.95	154	162	0.148
	Nov.95	158	155	0.132
	Dec.95	122	118	0.124
Large generation	Feb.96	153	103	0.263**
	Mar.96	332	203	0.237**

D, maximum absolute value of differences between relative cumulative frequencies;
*, significant in 5% level; **, significant in 1% level.

2. アカエビ *Metapenaeopsis barbata*

1995調査年度におけるアカエビの雌雄別のCL組成および雌のCL階級別GSI組成の季節変化を Fig. 39に示した。

採集された標本の最小体サイズ階級は10～12月においてほぼ4～5mmであったが、2月には5～6mm、3月には6～7mmとなったことから、アカエビの加入は10～2月に起こっていたと考えられた。この間、CLの分布幅は広く複数のモードが存在したことから、加入は複数回に分かれて起こったと考えられた。4～8月ではモードと分布幅の右への移動によって明瞭な成長が認められ、最大で雌CL 26.3mmおよび雄CL 21.1mmにまで成長し、12月までにはほぼ消滅した。第4章で明らかにしたように土佐湾におけるアカエビの産卵期は初夏から秋であるので、このようなCL組成の季節変化から、土佐湾におけるアカエビはほぼ1年でその生活史を完結していると考えられた。

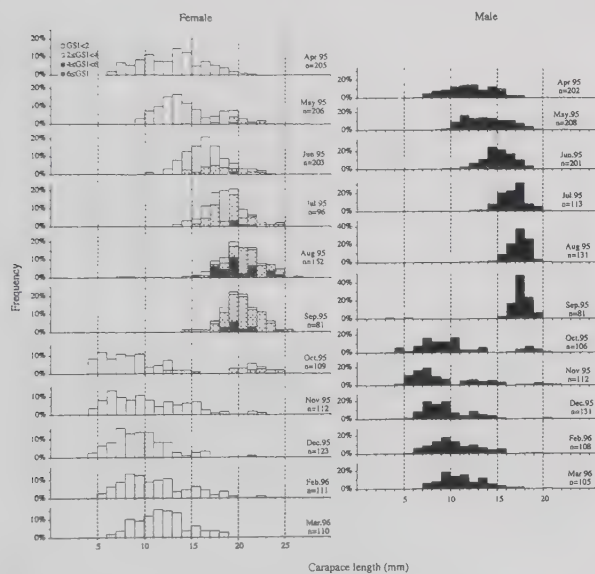


Fig. 39. Monthly changes in the carapace length compositions of *Metapenaeopsis barbata* in Tosa Bay from April 1995 to March 1996 with indication of female GSI classes in each CL class

10月には、当年発生群にも成熟の指標となるGSI 2以上を示す個体が出現した。そのうちCL 12.9mm GSI 3.34の個体はStage VIの卵母細胞を有しており (Fig. 40)、当年発生群にも成熟に至るものが存在することが確認された。したがって、土佐湾におけるアカエビでは、前年発生群が初夏から秋に産卵を行うが、秋には当年発生群の一部も産卵を行うと判断された。

12月から3月において各月の最小個体が大型化していたことから、冬季の成長がうかがわれた。これを確認するために、1995年級群のCL組成について12月と2月および2月と3月をコルモゴロフ-スミルノフの二標本検定を用いて比較した。その結果、雌ではそれぞれ危険率1%および5%で、雄では12月と2月の間に危険率1%で有意差が認められ (Table 13)、土佐湾におけるアカエビは冬季でも成長すると判断された。

採集されたアカエビ標本の体サイズは雌CL 4.1～26.3mmおよび雄CL 3.3～21.1mmであり、CLとBLの

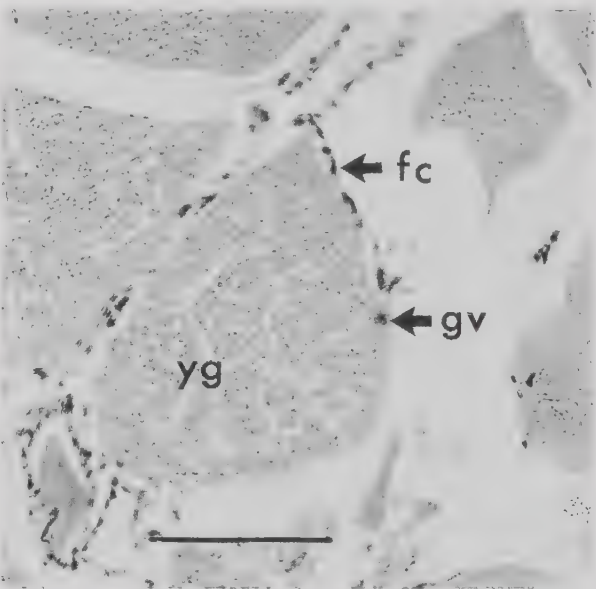


Fig. 40. Stage VI oocyte in the ovary of a female specimen (CL 12.9mm, GSI 3.34) of *Metapenaeopsis barbata*, which was collected in October 1995 and estimated to be born in 1995; fc, follicle cell; gv, germinal vesicle; yg, yolk granule; bar, 100 μ m.

Table 13. Results of Kolmogorov-Smirnov test between the carapace length compositions of 1995 year class of December 1995 and February 1996 and between those of February and March 1996 in *Metapenaeopsis barbata* in Tosa Bay

	Number			D	
	Dec.95	Feb.96	Mar.96	Dec.95～Feb.96	Feb.96～Mar.96
Female	122	109	110	0.308**	0.195*
Male	128	106	104	0.330**	0.148

D, maximum absolute value of differences between relative cumulative frequencies;
*, significant in 5% level; **, significant in 1% level.

Table 14. Results of Kolmogorov-Smirnov test between the carapace length compositions of female and male of *Metapenaeopsis barbata* in Tosa Bay from April 1995 to March 1996

Generation	Date	Number		D
		Female	Male	
1994 year class	Apr.95	205	202	0.151*
	May.95	206	208	0.165**
	Jun.95	203	201	0.283**
	Jul.95	96	133	0.472**
	Aug.95	150	131	0.702**
	Sep.95	81	79	0.702**
	Oct.95	20	17	0.791**
1995 year class	Oct.95	89	89	0.180
	Nov.95	109	104	0.204*
	Dec.95	122	128	0.089
	Feb.96	110	106	0.116
	Mar.96	110	104	0.145

D, maximum absolute value of differences between relative cumulative frequencies; *, significant in 5 % level; **, significant in 1 % level.

関係は雌で $BL=3.86 CL+6.01$ ($r=0.99$, $n=720$), 雄で $BL=4.31 CL+1.34$ ($r=0.99$, $n=403$)であった。毎月の雌雄の体サイズは雌の方が大きい場合が多かった。そこで、コルモゴロフ-スミルノフの二標本検定を用いて雌雄のCL組成の違いを年級群別に検定した。その結果、1995年5, 6, 7, 8, 9, 10月の1994年級群(前年発生群)において1%の危険率で有意差が、1995年4月の1994年級群(前年発生群)および11月の1995年級群(当年発生群)で5%の危険率で有意差が認められた(Table 14)。したがって、土佐湾におけるアカエビでは、産まれてから翌年の春までは雌雄の体サイズに差は認められないが、それ以降は雌の方が大きくなると考えられた。

3. シナアカエビ *Metapenaeopsis sinica*

1996調査年度におけるシナアカエビの雌雄別のCL組成および雌のCL階級別 GSI 組成の季節変化をFig. 41に示した。

採集された標本の最小体サイズは9~3月において雌雄ともほぼCL 3~5mmであったが、4月には雌CL 6~7mmおよび雄CL 7~8mmとなったことから、シナアカエビの加入は9~3月に起こっていたと考えられた。CL 5mm以下の個体の割合は10月に少なくなり11月に再び増加したことから、加入が10月前後に一時低調となったことを示した。2~8月ではモードと分布の右への移動によって明瞭な成長が認められ、最

大で雌CL 21.8mmおよび雄CL 18.6mmにまで成長し、12月までにほぼ消滅した。第4章で明らかにしたように、土佐湾におけるシナアカエビの産卵期は初夏から秋であるので、このようなCL組成の季節変化から、土佐湾におけるシナアカエビの生活史はほぼ1年であると考えられた。

10月には、CL 4~9mmの当年発生群にもGSI 2以上を示す個体が出現した。そのうち、CL 8.29mm GSI 5.46の個体は核の縮小が起こりつつあるStage Vの卵母細胞を有しており(Fig. 42)、当年発生群にも成熟に至るものが存在することが確認された。以上から、土佐湾におけるシナアカエビでは、前年発生群が初夏から秋に産卵を行うが、秋には当年発生群の一部も産卵を行うと判断された。1996年においては、当年発生群の成熟が見られた10~11月には前年発生群がほとんど姿を消しており、産卵期の途中で産卵群の世代が交代していることを示していた。

1月から3月においてCL組成のモードが大型化していたことから、冬季の成長がうかがわれた。これを確認するために、1996年級群のCL組成について1月と2月および2月と3月をコルモゴロフ-スミルノフの二標本検定を用いて比較した。その結果、雌ではそれぞれ危険率1%で、雄ではそれぞれ危険率1%および5%で有意差が認められた(Table 15)。したがって、土佐湾におけるシナアカエビは、アカエビと同様に冬季でも成長していたと判断された。

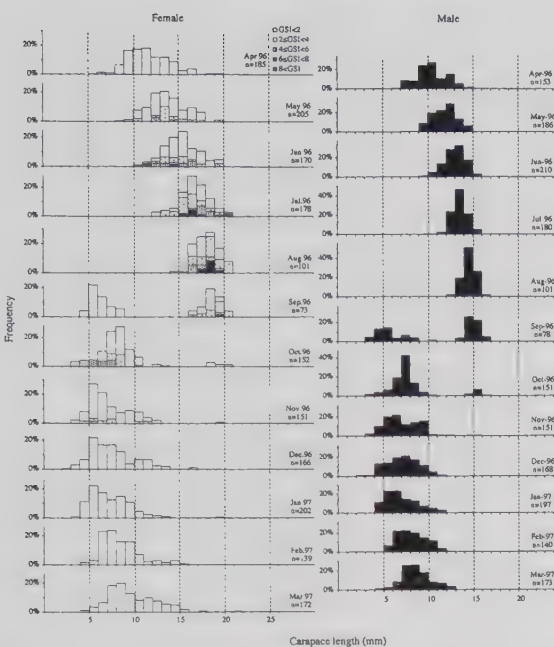


Fig. 41. Monthly changes in the carapace length compositions of *Metapenaeopsis sinica* in Tosa Bay from April 1996 to March 1997 with indication of female GSI classes in each CL class

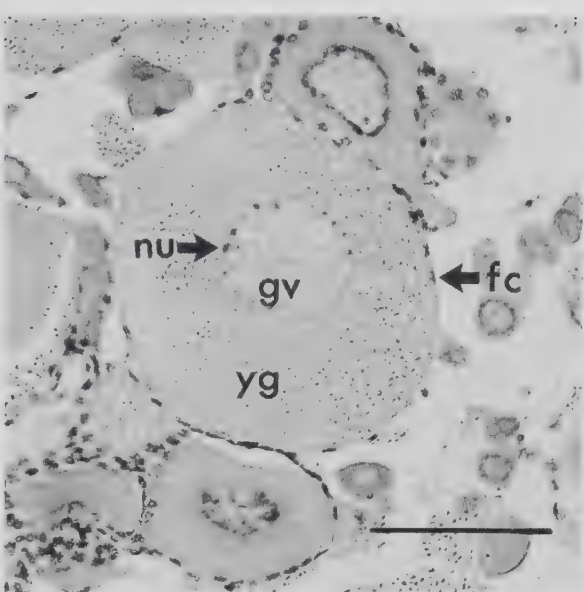


Fig. 42. Stage V oocyte with shrinking its germinal vesicle in the ovary of a female specimen (CL 8.29 mm, GSI 5.46) of *Metapenaeopsis sinica*, which was collected in October 1996 and estimated to be born in 1996; fc, follicle cell; gv, germinal vesicle; yg, yolk granule; bar, 100 μ m.

Table 15. Results of Kolmogorov-Smirnov test between the carapace length compositions of 1996 year class of January and February 1997 and between those of February and March 1997 in *Metapenaeopsis sinica* in Tosa Bay

	Number			D	
	Jan.97	Feb.97	Mar.97	Jan.97~Feb.97	Feb.97~Mar.97
Female	200	139	168	0.641**	0.219*
Male	122	109	110	0.308*	0.195*

D, maximum absolute value of differences between relative cumulative frequencies;

*, significant in 5% level; **, significant in 1% level.

Table 16. Results of Kolmogorov-Smirnov test between the carapace length compositions of female and male of *Metapenaeopsis sinica* in Tosa Bay from April 1996 to March 1997

Generation	Date	Number		D
		Female	Male	
1995 year class	Apr.96	185	153	0.271**
	May.96	180	186	0.418**
	Jun.96	170	209	0.539**
	Jul.96	178	180	0.815**
	Aug.96	101	101	0.960**
	Sep.96	35	47	0.915**
	Oct.96	8	12	1.000**
1996 year class	Sep.96	38	31	0.276
	Oct.96	144	140	0.314**
	Nov.96	150	149	0.113
	Dec.96	164	168	0.129
	Jan.97	201	196	0.047
	Feb.97	139	140	0.072
	Mar.97	171	173	0.171*

D, maximum absolute value of differences between relative cumulative frequencies; *, significant in 5% level; **, significant in 1% level.

採集されたシナアカエビ標本の体サイズは雌CL 4.2～21.4mmおよび雄CL 3.5～18.6mmであり、CLとBLの関係は雌で $BL = 4.00 \text{ CL} + 3.74$ ($r = 0.99$, $n = 840$), 雄で $BL = 4.37 \text{ CL} + 1.68$ ($r = 0.99$, $n = 857$)であった。毎月の雌雄の体サイズは雌の方が大きい場合が多かった。そこで、コルモゴロフ-スミルノフの二標本検定を用いて雌雄のCL組成の違いを年級群別に検定した。その結果、1996年4, 5, 6, 7, 8, 9, 10月の1995年級群(前年発生群)および1996年10月の1996年級群(当年発生群)において1%の危険率で、1997年3月の1996年級群(前年発生群)で5%の危険率で有意差が認められた(Table 16)。このように、土佐湾におけるシナアカエビでは、産まれてから翌年の春までは雌雄の体サイズに差はないが、それ以降は雌の方が大きくなった。

4. ミマセアカエビ *Metapenaeopsis aegyptia*

1995調査年度におけるミマセアカエビの雌雄別のCL組成および雌のCL階級別 GSI 組成の季節変化をFig. 43に示した。

採集された標本の最小体サイズは10～2月において雌雄ともほぼCL 3～5mmであったが、3月には雌雄ともCL 5～6mmとなったことから、ミマセアカエビの加入は10～2月に起こっていたと考えられた。4～9月ではモードと分布の右への移動によって明瞭な成長が認められ、最大で雌CL 18.2mmおよび雄CL 16.1mmにまで成長し、12月までにはほぼ消滅した。第4章で明らかにしたように土佐湾におけるミマセアカエビの産

卵期は初夏から秋であるので、このようなCL組成の季節変化から、土佐湾におけるミマセアカエビの生活史はほぼ1年であると考えられた。

10月には、CL 7～10mmの当年発生群にも成熟の指標となるGSI 2以上を示す個体が出現した。そのうち、CL 8.45mm GSI 9.22の個体は核の縮小が起こりつつあるStage Vの卵母細胞を有しており(Fig. 44)、当年発生群にも成熟に至るものが存在することが確認された。以上から、土佐湾におけるミマセアカエビでは、前年発生群が初夏から秋に産卵を行うが、秋には当年発生群の一部も産卵を行うと考えられた。

12月から3月において最小個体が大型化していたことから、冬季の成長がうかがわれた。これを確認するために、1995年級群のCL組成について12月と2月および2月と3月をコルモゴロフ-スミルノフの二標本検定を用いて比較した。その結果、雌ではそれぞれ危険率1%で、雄では12月と2月において危険率1%で有意差が認められた(Table 17)。したがって、土佐湾におけるミマセアカエビは、アカエビやシナアカエビと同様に冬季でも成長していたと判断された。

採集されたミマセアカエビ標本の体サイズは雌CL 3.5～18.2mmおよび雄CL 3.1～16.1mmであり、CLとBLの関係は雌で $BL = 4.06 \text{ CL} + 2.72$ ($r = 0.99$, $n = 809$), 雄で $BL = 4.67 \text{ CL} - 0.79$ ($r = 0.99$, $n = 760$)であった。毎月の雌雄の体サイズは雌の方が大きい場合が多かった。

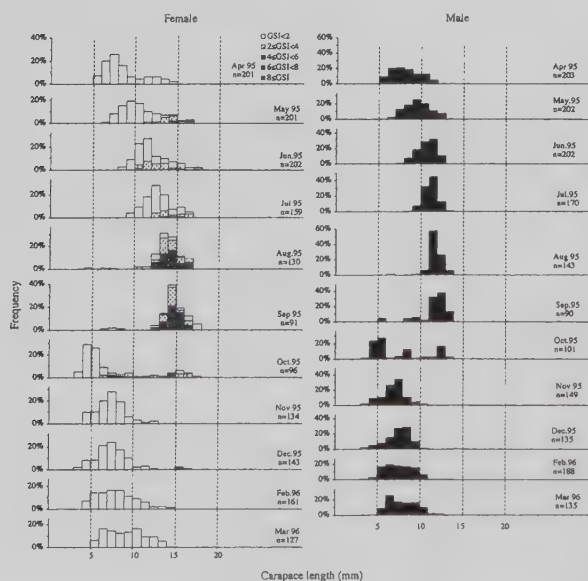


Fig. 43. Monthly changes in the carapace length compositions of *Metapenaeopsis aegyptia* in Tosa Bay from April 1995 to March 1996 with indication of female GSI classes in each CL class

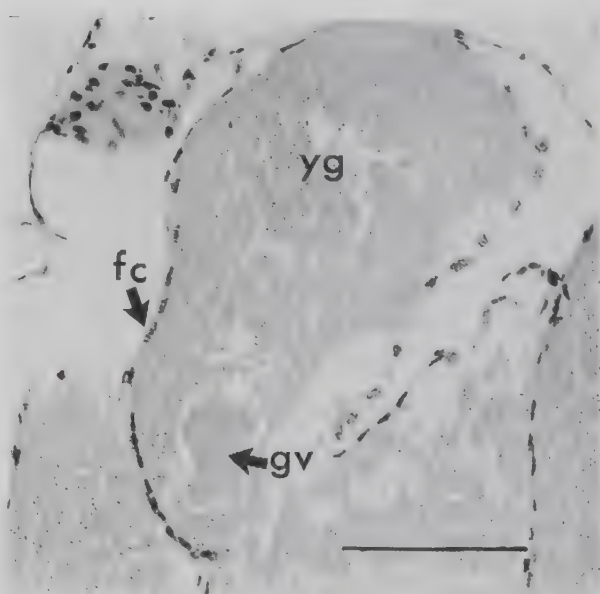


Fig. 44. Stage V oocyte with shrinking its germinal vesicle in the ovary of a female specimen (CL 8.45mm, GSI 9.22) of *Metapenaeopsis aegyptia*, which was collected in October 1995 and estimated to be born in 1995. fc, follicle cell; gv, germinal vesicle; yg, yolk granule; bar, 100 μ m.

Table 17. Results of Kolmogorov-Smirnov test between the carapace length compositions of 1995 year class of December 1995 and February 1996 and between those of February and March 1996 in *Metapenaeopsis aegyptia* in Tosa Bay

	Number			D	
	Dec.95	Feb.96	Mar.96	Dec.95~Feb.96	Feb.96~Mar.96
Female	138	161	127	0.411"	0.195"
Male	134	188	135	0.680"	0.116

D, maximum absolute value of differences between relative cumulative frequencies;

*, significant in 5 % level; **, significant in 1 % level.

Table 18. Results of Kolmogorov-Smirnov test between the carapace length compositions of female and male of *Metapenaeopsis aegyptia* in Tosa Bay from April 1995 to March 1996

Generation	Date	Number		D
		Female	Male	
1995 year class	Apr.95	201	203	0.150'
	May.95	201	202	0.209"
	Jun.95	202	202	0.272"
	Jul.95	159	170	0.551"
	Aug.95	130	143	0.752"
	Sep.95	87	86	0.826"
	Oct.95	19	27	0.700"
1996 year class	Oct.95	77	74	0.100
	Nov.95	134	149	0.138
	Dec.95	138	134	0.092
	Feb.96	161	188	0.125
	Mar.96	127	135	0.245"

D, maximum absolute value of differences between relative cumulative frequencies; *, significant in 5 % level; **, significant in 1 % level.

た。そこで、コルモゴロフ-スミルノフの二標本検定を用いて雌雄のCL組成の違いを年級群別に検定した。その結果、1995年5、6、7、8、9、10月の1994年級群および1996年3月の1995年級群（前年発生群）において1%の危険率で有意差が、1995年4月の1994年級群（前年発生群）で5%の危険率で有意差が認められた（Table 18）。このように、土佐湾におけるミマセアカエビでは、産まれてから翌年の春までは雌雄の体サイズに差は認められないが、それ以降は雌の方が大きくなった。

考 察

1. 本研究における標本の代表性

東海（1993）によると、市場に出荷される水揚げ物の体長組成は漁具の網目によるサイズ選択（網目選択）と漁業者によるサイズ選択（人為的選択）を経ている。使用される漁具の目が漁期中に変化すると、それに応じて体長組成も変化する。また、漁業者は体サイズの大きな個体から順に選択することから、漁獲物の個体数が

多くその体サイズ範囲が広い場合には、小型個体が選別されずに洋上で投棄される場合がある。市場で採集した標本の体長組成の季節変化から生活史を解析する場合、エビ類のような体サイズの小さな生物ではこのような選択率の影響は非常に大きいと考えられる。

瀬戸内海のキシエビの生活史を論じた八柳、前川（1957a）では、小型底びき網漁船の漁獲物および稚魚網による採集物から標本を採集している。それぞれの採集方法で体長組成も異なり、底びき網漁獲物から得られた標本の方が大きい。この理由として、それぞれの漁具の網目選択性の違いが考えられるが、彼らは発生群の違いであると判断した。また、底びき網漁獲物による標本の体長範囲は、4月では22~56mm、7月では46~64mmであったが、7月の稚魚網によって32~56mmの標本が採集されていた。底びき網漁獲物による標本に対する選択性が4月と7月で変化しないのであれば、7月の底びき網漁獲物でも稚魚網で採集された体長46mm以下の個体が採集されるはずであるが、そうではなかった。したがって、7月において底びき網漁獲物による標本に対する選択性が変化し、漁業者

による人為的選択性、または漁具の網目選択性が4月のものとは異なった可能性が考えられた。そのような調査から得られた体長組成の季節推移は、個体群の動態を正確に反映しているとは言い難い。

瀬戸内海のアカエビの生活史を論じた阪地ら (1992) では、用いた漁具の目合が大きく (30mmおよび35mm)、調査期間中に目合が変更されたことから、Tokai *et al.* (1990) の網目選択性マスターカーブを用いてそれぞれの目合の網目選択性を求め、それを用いて標本のCL組成を補正した。この場合でも採集個体数が0であるCL階級の頻度を補正することは不可能であり、最小のCL階級は8~9mmであった。したがって、この研究でも小型個体の採集が不十分であり、成長の把握は十分ではない。

これらに対し、本研究では目合5mmのモジ網の使用によってCL 3~4mmの小型個体から採集しているため、これまでの研究に比べ網目選択の影響は比較的小さいと考えられる。また、入網したものをすべて採集したので、人為的選択は存在しない。さらに、第2章で示したように、それぞれの種の分布水深から標本を採集しており、調査水域以外の水深にさらに大型または小型の個体が棲息することもないと考えられた。これらのことから、本研究におけるCL組成の季節変化は、土佐湾におけるそれぞれの種の成長をかなり正確に反映していることが期待される。

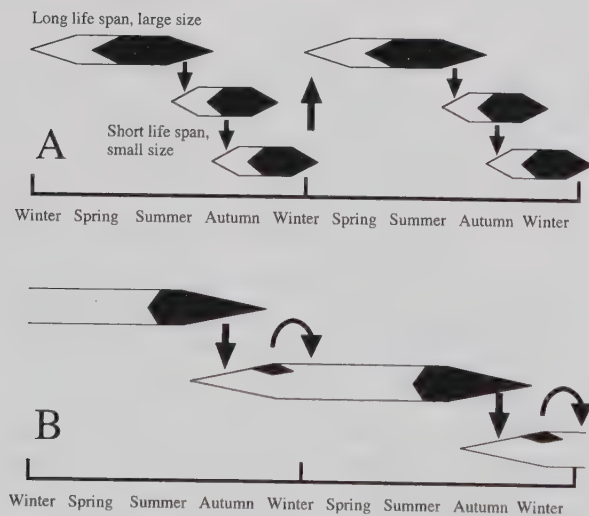


Fig. 45. Schematic representation of two patterns of the life history of *Metapenaeopsis* species in Tosa Bay; A, *M. dalei*, which has no stridulating organ on the carapace; B, *M. barbata*, *M. sinica* and *M. aegyptia*, which have the stridulating organ on the carapace. Each black portion denotes the spawning season.

2. キシエビ

第4章で、土佐湾におけるキシエビでは周年にわたって産卵を行う個体が出現することを示した。しかし、ここで明らかにしたCL組成の季節変化によると、ほとんどの新規発生個体は7~12月に加入したことから、個体群の維持に有効な産卵期はもっと限定されていると考えられた。飼育下 (水温24~26℃, 塩分32.2‰) におけるキシエビの発生の観察によると、産卵からCL 1.21mmのポストラバまで15日間程度で成長することから (Choi and Hong, 2001), 7月に加入したCL 4~10mmの小型群は4~6月の大型群の産卵に由来すると考えられた。

CL組成の季節変化における大型群の消滅と小型群の出現により、7~8月に世代交代があったことは明らかである。また、8~9月の雌および7~9月の雄のCL組成が双峰性を示すが、10月には小型化して単峰性となった。さらに、10~12月では引き続き起こる加入と成熟体サイズの小型化が認められた。これらから、9~12月の間にはキシエビは生まれてから数ヵ月以内に産卵を行い、その産卵に由来する個体が次々に加入することにより、複数回の世代交代が行われていたと推察された。

以上から、土佐湾におけるキシエビの年間の生活史は次のようにまとめられた (Fig. 45A)。夏から秋の高水温時には短命の小型群が再生産と加入を繰り返す。この間には体サイズに雌雄差はない (最大体サイズCL 12mm, 雌の成熟体サイズCL 5~8mm)。冬の水温低下時に産卵が低調となることをきっかけに体サイズが大きくなるものが現れ、それらは大型群となり、春の水温の上昇とともに再び産卵が活発になる。大型群では雄より雌の方が大きくなり (最大体サイズ雌CL 17mmおよび雄CL 15mm, 雌の成熟体サイズCL 10mm), 半年ほど存在した後、夏に新たな小型群と交代する。このように、土佐湾のキシエビでは1年に複数の世代が交代し、世代間で体サイズと寿命に季節変異がみられた。すなわち、夏から秋の高水温期には短命の小型世代が何度か交代し、冬から春の低水温期には半年ほど生存する大型世代となる。第4章に示した1年に近いような長期にわたる産卵期は、これら複数の世代の産卵期がつながることにより形成されたと考えられた。

我が国周辺のキシエビにおいて、いくつかの海域で世代解析が行われている。本研究との比較のため、体サイズをBLで表している報告においてはBL-CL関係を用いて換算したCLも示した。

仙台湾では、9~10月に出現し最大で2年生存する早期発生群と、10月に出現し7ヵ月程度で消滅する晚期発生群がある (小坂, 1977)。これによると、早期発

生群は最大で雌BL 76 (CL 18.9) mmに達する。また、晩期発生群は最大でも雌BL 29 (CL 6.8) mmおよび雄BL 26 (CL 5.9) mm程度であり、冬季の低水温に耐えられずに産卵を行えないまま死亡してしまう。瀬戸内海周防灘では、8月から翌年の7月まで存在する早期発生群と、9月から翌年の8月まで存在する晩期発生群があり、両群とも雌BL 63 (CL 15.5) mmおよび雄BL 58 (CL 13.1) mmに達する(八柳, 前川, 1957a; 前川, 1961)。有明海では寿命は1年で、雌でCL 14 mmに達する(池末, 1963)。これらの海域では一部に1年に満たない寿命を持つ世代も観察されているものの、再生産に関与する世代は年間1世代である。

これらに対し、宍岐における体長組成の季節変化は土佐湾の結果とよく似ている(松宮, 岡, 1977)。すなわち、5~8月には最大でBL 80 (CL 19.9) mmに達する大型群が、7~3月では最大でBL 60 (CL 14.7) mmまでの小型群が存在し、7~8月に大型群と小型群が交代した。また、小型群のCL組成が10月に再び小型化したことから、小型群内部でも世代の交代があったことが示唆された。

このように、キシエビの年間世代数は地理的変異を示し、仙台湾、瀬戸内海、有明海で1世代であるのに対し、宍岐や土佐湾では複数の世代が交代する。

ここで比較した海域間では、水温環境が大きく異なる(Fig. 11)。仙台湾は我が国におけるクルマエビ科の生息域としては最も寒冷な環境である。瀬戸内海と有明海は水深が浅く半閉鎖的な環境であり、夏季には高水温となるものの冬季には気温の影響で水温は10℃前後に低下する。宍岐では対馬暖流の影響のため冬季ではこれらの水域より温暖で、年間最低水温は13℃程度である。黒潮の影響を強く受ける土佐湾では年間の最低水温が15℃を下回することは希で、これらの水域の中で冬季の水温が最も高い。したがって、キシエビの年間世代数の地理的変異は水温環境の変異に対応しており、温暖な水域で年間世代数が増加すると考えられた。

周防灘や仙台湾ではキシエビが成熟できるのは夏の短い期間であるため(八柳, 前川, 1957a; 小坂, 1977)、その産卵に由来する個体のほとんどは発生当年には成熟できず、翌年の産卵期まで成長を続ける。すなわち、小型世代は出現しない。これに対し、土佐湾ではほぼ周年にわたって成熟可能な水温環境にあり、高水温期には発生からごく短い時間で成熟する小型世代となる。高水温が続けば小型世代の再生産個体は急速に成熟し、繁殖が繰り返される。低水温期には産卵が低調となるとともに体サイズが大型化して大型世代となる。春から初夏の大型世代の産卵に由来するものは夏の高水温下で再び小型世代となる。このように、キシエビでは

高水温下で成熟体サイズが小型化することおよび産卵期が長期化することによって、年間世代数が増加すると考えられた。

3. アカエビ, シナアカエビ, ミマセアカエビ

土佐湾におけるアカエビ, シナアカエビ, ミマセアカエビの年間の生活史は、次のようにまとめられた(Fig. 45B)。初夏から秋にかけて前年発生群が産卵を行い、当年発生群として秋から初冬に加入する。当年発生群の一部は秋に産卵に加わる。冬季の低水温期にも成長が認められ、発生翌年の春以降には雄より雌の方が大きくなる。秋までには最大で、アカエビで雌CL 26mmおよび雄CL 21mm, シナアカエビで雌CL 22mmおよび雄CL 19mm, ミマセアカエビで雌CL 18mmおよび雄CL 16mm程度になり、発生からほぼ1年でその生活史を終える。このように、これら3種ではそれぞれ体サイズが異なるものの、同じ生活史を示した。また、秋における当年発生群の成熟体サイズは初夏における前年発生群の成熟体サイズはより小さく、高水温環境における成熟体サイズの小型化が見られた。同様の生活史が紀伊水道徳島県側のスベスベエビでも報告されている(上田, 1990)。

土佐湾におけるアカエビの産卵期は初夏から秋であり、発生翌年まで生存することが知られていたが(通山, 1981)、当年発生群の成熟は確認されていなかった。

瀬戸内海におけるアカエビの生活史は次のように報告されている。笠岡湾における研究では(安田, 1956)、アカエビには産まれた年の翌年に再生産を行いほぼ1年間生存する長期世代と、産卵期の前半に産まれ当歳で再生産を行い3~4ヵ月で消滅する短期世代がある。また、最大体サイズは雌CL 21mm台および雄CL 19mm台であり、10~5月の長期にわたって成長が停滞することが観察されている。一方、安芸灘における研究では(阪地ら, 1992)、短期世代の存在は確認されず、CL組成に認められた2つの群は年級群であり、産卵期の前半に2歳が、後半に1歳が産卵を行う。また、産卵期初期の7月における最大体サイズは、1歳で雌CL 20mmおよび雄CL 18mm程度、2歳で雌CL 25mmおよび雄CL 20mm程度で、笠岡湾と同様に冬季から春期までの半年間近くの成長停滞期が観察されている。このように、安芸灘では短期世代が存在せず、最大体サイズが大きく、寿命が2年であることが笠岡湾とは異なっている。

安田(1956)では、笠岡湾という比較的狭い水域から採集された標本を主に用いており、笠岡湾外の沖合に大型の2歳群が生息していた可能性は否定できない。また、当年発生と思われる個体の成熟状況から短期世代の存在を認めたが、これらが産卵後に死亡したかど

うかは明らかではなく、短期世代の存在は明らかとは言えない。一方、阪地ら(1992)では生殖腺の組織学的検討が行われていないが、10月下旬に初めて現れた当年発生群の中にCL 15mm前後でGSI 1~2の個体があり、これらが産卵を行う可能性は否定できない。つまり、笠岡湾では2歳群の存在を、安芸灘では当年発生群の成熟を、それぞれ見落としていた可能性が考えられる。以上から、瀬戸内海におけるアカエビの生活史は次のように推察される。寿命は最大で2年で、最大体サイズは雌CL 25mmおよび雄CL 20mmに達する。当歳群の一部と1歳群が産卵を行い、2歳まで生き残ったものも産卵を行う。産卵期は夏から秋であり、2歳、1歳、当歳の順に産卵に加わる。冬から春の低水温期には成長が停滞する。

アカエビの生活史を土佐湾と瀬戸内海で比較すると、成熟体サイズと最大体サイズはほぼ同じであるが、瀬戸内海では冬から春に成長が停滞するために成長が遅く、寿命が長い。土佐湾と瀬戸内海における底層水温の季節変化を比較すると、土佐湾では一年を通して15℃以上であるのに対し、瀬戸内海では年間最低水温は10℃近くまで下がり、1~5月の5ヵ月もの間15℃以下の状態が続く(Fig. 11)。瀬戸内海におけるアカエビの成長停滞期はこの15℃以下の期間にほぼ一致する(阪地ら, 1992)。一方、夏から秋にかけての水温は両水域で大きな違いはないことに対応して、両水域の当年発生群の成長はほぼ同じであり、どちらもその一部に成熟が認められた。これらから、冬から春における水温環境の違いが土佐湾と瀬戸内海におけるアカエビの成長と寿命の差となっていると考えられた。

台湾西岸で行われたアカエビの生活史に関する2つの研究では、最大体サイズは本研究とほぼ同じであるが、寿命はそれぞれ1年半および2年としており(Wu, 1984; Tren and Yeh, 1995)、土佐湾より寿命が長く、成長が遅い。どちらも水温データは示されていないが、衛星による表面水温データによると調査水域周辺の年間最低水温は15~17℃であり、土佐湾と同じかやや高い程度である。このように、台湾西岸からは、本研究から予想されるアカエビの生活史とは異なる結果が報告されている。これらの研究では、操業中の小型底びき網漁船の漁獲物、または目合18mmの漁具による採集物を、それぞれ標本としている。このため、標本の体サイズは前者ではBL 50mm (CL 11.4 mm)以上、後者ではCL 10mm以上であり、どちらも小型個体の採集が十分ではなく、網目選択性が体サイズ組成に影響していると考えられる。また、漁船の漁獲物を標本に用いた場合は、人為選択が体サイズ組成に影響している可能性がある。さらに、Tren and Yeh

(1995)では年間の調査回数は8回であり、各月のCL組成がなめらかにつながらないため、CL組成の年級群への分解にやや無理があると考えられる。以上から、これらの研究はアカエビの生活史を正確に捉えたものではない可能性がある。Tren and Yeh (1995)においては、土佐湾でも見られた同一年級群内の複数の発生群を異なる年級群と扱ったことが、寿命を2年とする結果を導いたのかもしれない。

シナアカエビとミマセアカエビは比較的新しく記載された種であり(Liu and Zhong, 1988; Galil and Golani, 1990)、どちらも生活史については本研究で初めて記載した。このため、他水域との比較ができず、水温の変化が生活史に及ぼす影響は明らかではない。

4. 水温変化に伴うアカエビ属の生活史の変化

土佐湾におけるアカエビ属4種の生活史は二つのパターンに類別することができた。一つはキシエビで見られたもので、一年間に複数の世代が交代し、それぞれの世代の産卵が連続することによって1年に近いような長い産卵期を形成している(Fig. 45A)。もう一つはアカエビ、シナアカエビ、ミマセアカエビで見られたもので、年間世代数は1であり、前年発生群が初夏から秋に産卵を行うが、産卵期終期には当年発生群の一部も産卵に加わる(Fig. 45B)。

キシエビの生活史は水温によって変化し、年間最低水温が10℃前後にまで低下する瀬戸内海などでは産卵期の短縮によって小型世代が形成されず、年間1世代であるBの生活史となる(八柳, 前川, 1957a; 前川, 1961; 池松, 1963; 小坂, 1977)。水温による生活史の変化はアカエビでも見られ、瀬戸内海では冬季における成長の停滞により最大体サイズへの到達時間が遅れ、寿命が2年となる(阪地ら, 1992)。したがって、土佐湾で見られた2つの生活史パターンは連続的であり、アカエビなどでも成熟可能な水温が続けば当年発生群がすべて成熟することによって小型世代が形成され、年間複数世代であるAの生活史となる可能性がある。

高水温下で体サイズが小型化する現象は多くの甲殻類で認められており、その至近要因として代謝の活発化による摂餌効率の低下があげられている(橋詰, 1999)。一方、アカエビやキシエビでは、冬季の水温低下の著しい水域では低水温期に成長が停滞するため、成長停滞のない温暖な水域に比べ最大体サイズに達するまでに時間がかかる。このように、アカエビ属の生活史は、高水温下における成熟体サイズの小型化と低水温下における成長停滞の影響のバランスによって変化すると考えられる。

一方、生活史の違いは系統を反映している可能性も

ある。アカエビ属には、アカエビ、シナアカエビ、ミマセアカエビなど頭胸甲に発音器を持つものと、キシエビなどそれを持たないものがあり (Crosnier, 1987, 1991, 1994), 両者は遺伝学的にも明瞭に別れるのである (Tong *et al.*, 2000)。本研究でも、体サイズの異なるアカエビ、シナアカエビ、ミマセアカエビの発音器を持つグループの生活史は同じで、発音器を持たないキシエビとは異なった。アカエビ属の生活史が水温変化に伴って連続的に変化するとしても、変化を引き起こす水温が発音器を持つグループと発音器を持たないグループで系統的に異なる可能性がある。

土佐湾でBの生活史を示す種が熱帯域でAの生活史を示すのか、土佐湾におけるAの生活史が発音器無しグループに普遍的なのかは、明らかではない。今後、クルマエビ科の生活史の水温による変化を一般化するために、さらに多くの水域と種について生活史を解明し、比較を行う必要がある。

第6章 資源管理

第2章に述べたように、土佐湾の小型底びき網漁業では「小えび」が漁獲量、金額とも最も重要な銘柄である。したがって、その経営安定のためには、小型クルマエビ科エビ類の資源管理が重要であると考えられる。本研究では、これまでに土佐湾の大陸棚上に棲息する小型クルマエビ科エビ類について分布と生活史の解明を行った結果、土佐湾の大陸棚上には多くの種が分布すること、分布量の多かった4種のうちキシエビは年間複数世代であるが、他の3種は年間1世代であることが明らかとなった。第6章では、このような生物学的知見と漁獲量データから土佐湾における小型クルマエビ科エビ類の資源状態を明らかにし、その資源管理に関する提言を行う。

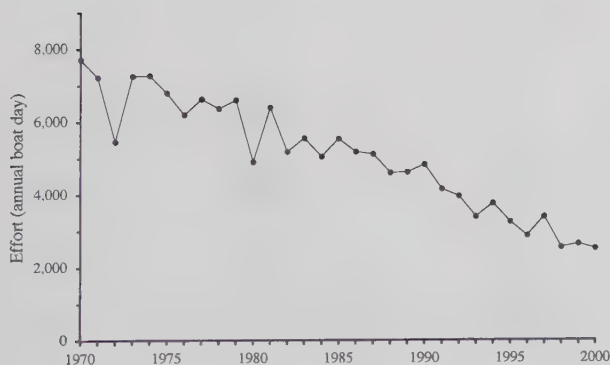


Fig. 46. Trend of fishing effort (annual total number of boat day) of beam trawlers (Mimase Fisheries Cooperative Association) operating at Tosa Bay

材料と方法

解析に用いた資料は、土佐湾中央部で操業する小型底びき網漁船の多くが所属する御置瀬漁協における1970～2000年における月別の「小えび」漁獲重量と水揚げ金額および出漁隻数である。また、小型底びき網漁船の漁獲物特性を調べるため、1997年4～12月に御置瀬漁協において毎月1回採集した「小えび」漁獲物のうち、優占種であったアカエビについて頭胸甲長を測定し、個体数と重量から月別平均体重を求めた。上記の「小えび」漁獲量をこのアカエビの平均体重で除し、「小えび」の月別漁獲個体数とした。日ごとの出漁隻数の和（隻日数）を漁獲努力量とし、漁獲個体数を漁獲努力量で除してCPUEとした。「小えび」の月別平均単価は、標本購入を行った1997年の水揚げ量と金額から求めた。

結 果

御置瀬漁協における1年間の延べ出漁隻数（隻日数）は、1970年の7,713隻日から2000年の2,525隻日まで一貫して減少し続けている (Fig. 46)。「小えび」漁獲量は、1970年代の80～150トンから1990年代の40～100トンに減少しており、特に近年では40トン前後にまで落ち込んでいる (Fig. 47)。1日1隻当たり漁獲量（漁獲量／隻日数）は8～24 kgと大きな変動を示すが、その増減の傾向は明瞭ではない。

1970年から2000年において、4～10月におけるCPUEの対数の月変化を見たところ、多くの年で5月に最大値を示し、その後は10月まで減少する一方であった (Fig. 48)。これらの年では、5～9月の間の減少割合はほぼ一定であったが、10月に減少割合が比較的大きくなる年が多く見られた。

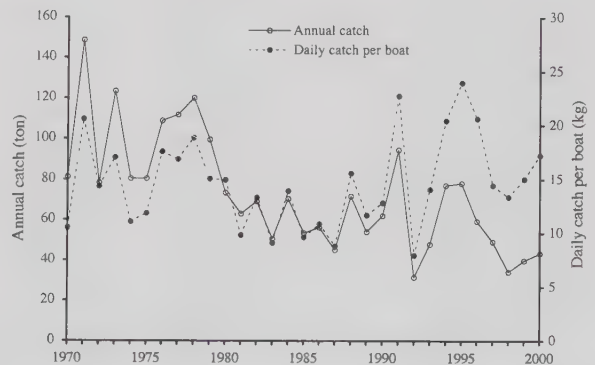


Fig. 47. Trends of annual catch (ton) and daily catch per boat (kg) of "Ko-ebi" shrimps by beam trawlers (Mimase Fisheries Cooperative Association) operating at Tosa Bay

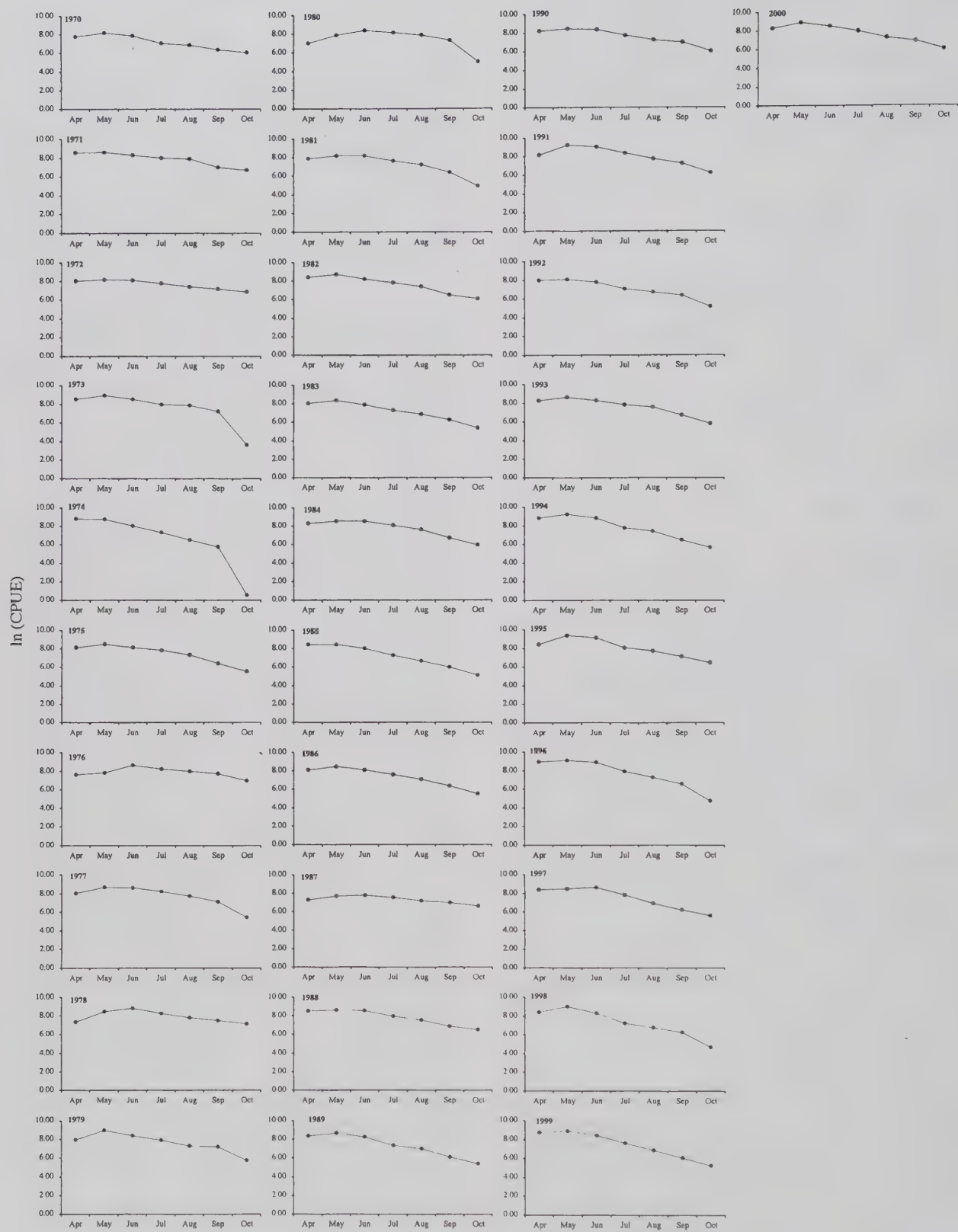


Fig. 48. Seasonal changes of CPUE for "Ko-ebi" shrimps in Tosa Bay from 1970 to 2000

「小えび」の重要構成種であるアカエビについて、1997年4月から10月において御豊瀬魚市場における漁獲物のCL組成を観察したところ、漁期ははじめの4月には雌CL 11~20mmおよび雄CL 9~18mmであったが、10月には雌CL 22~28mmおよび雄CL 18~25mmと大きくなった (Fig. 49)。第5章で明らかにした土佐湾大陸棚上におけるクルマエビ科主要種の生活史によると、これらは前年発生群であり、10月までに当年発生群の加入はなかったと判断された。また、CPUEの対数の月変化において、4~5月における増加は前年発生群の加入の継続を、5~9月における一定の割合の減少は加入の終了および漁獲と自然死亡による資源量の減少を、10月における大きな減少は寿命が尽きることによる自然死亡係数の増大を、それぞれ意味していると考えられる。

拡張 De Lury法 (田中, 1985) を用いて、5~9月の間の自然死亡係数と5月初頭における初期資源量の推定を試みた。しかし、多くの年で重回帰式は有意であったものの、自然死亡係数や漁具能率が負の値となることがほとんどであった。一方、期間内の全減少係数が等しければ、同じ年級群において次の直線関係が存在する (田中, 1985)。

$$\ln(C_i/X_i) = \ln q N_0 - Z(i+1/2)$$
 (1)

- C_i: i番目の月における漁獲尾数
- X_i: i番目の月における努力量
- q: 漁具能率
- N₀: 初期資源量
- Z: 全減少係数

前述のように、6月にCPUEのピークが見られた年を除く25年では、5~9月の間にはCPUEの対数はほぼ一定の割合で減少していた (Fig. 48)。そこで、(1)式を用い、5月初頭において*i*=0として、これらの年の月別CPUEの対数の (*i*+1/2) への回帰直線の傾きから月当たりの全減少係数を推定した (Table 19)。いずれの年においても直線関係は明瞭であり、相関係数は高い有意水準を示した。また、推定された全減少係数の値は0.270~0.749と年による変動が大きかった。

(1) 式を用いて5月初頭の資源量を推定した。これ

Table 19. Monthly total mortality coefficient (Z) estimated from the regressions of logarithms of monthly CPUE (catch number per boat day) for "Ko-ebi" shrimps in Tosa Bay from May to September

Year	Z	Correration coefficient
1970	0.470	0.985**
1971	0.374	0.951*
1972	0.270	0.978**
1973	0.407	0.985**
1974	0.749	1.000***
1975	0.499	0.973**
1977	0.400	0.966**
1979	0.473	0.986**
1981	0.451	0.961**
1982	0.522	0.983**
1983	0.526	0.998***
1985	0.627	0.997***
1986	0.528	0.993***
1988	0.453	0.974**
1989	0.642	0.992***
1990	0.412	0.978**
1991	0.524	0.990**
1992	0.453	0.992**
1993	0.449	0.981**
1994	0.698	0.988**
1995	0.598	0.985**
1996	0.672	0.985**
1998	0.699	0.989**
1999	0.725	0.995***
2000	0.524	0.996***

*, ** and *** denote that correlation coefficient is significant in 5%, 1% and 0.1% significacnt level, respectively

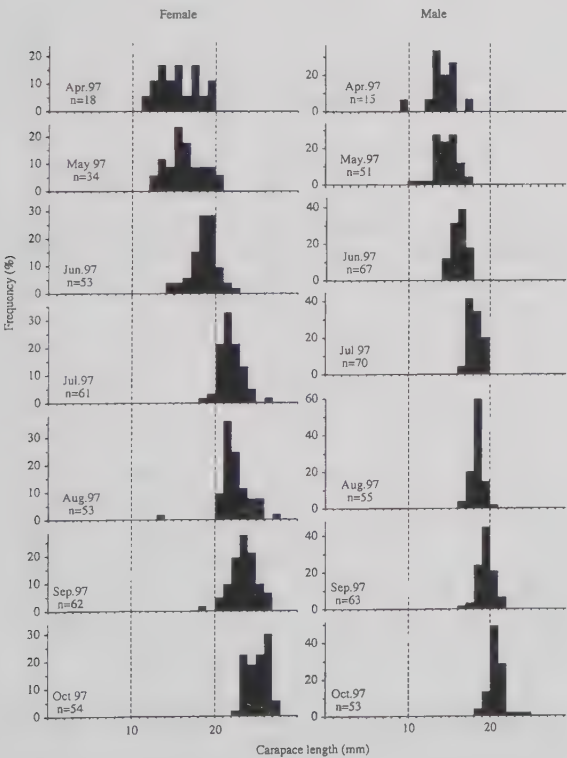


Fig. 49. Seasonal change of carapace length in *Metapenaeopsis barbata* collected at Mimase fish market in 1997

に先立ち、自然死亡係数と漁具能率の推定するためにWidrig法（田中，1985）を試みたが、全減少係数の漁獲努力量への回帰式が有意ではない場合がほとんどであった。そこで、月当たりの自然死亡係数を、アカエビの寿命がほぼ1年であることから田中（1960）の方法（2.5/寿命）によって求めた0.208、および1970～2000年に観察された最少の全減少係数と同じ値の0.270とした。また、 $Z=F+M$ 、 $F=qX$ の関係から F と q を求めた（Table 20）。ここで、 X は5～9月の隻日数の平均値とした。この q と先の回帰分析によって推定した qN_0 から、2つの自然死亡係数それぞれについて各年の5月初頭の資源量 N_0 を求めた。また、5月初頭の資源量に対する5～9月の累積漁獲尾数の割合（漁獲割合）を求めた（Figs. 50, 51）。5月初頭の資源量は、1970年代には1,800万～5,700万尾（ $M=0.208$ ）または2,300万～7,500万尾（ $M=0.270$ ）であったが、1980年代以降では700万～2,600万尾（ $M=0.208$ ）または700万～3,200万尾（ $M=0.270$ ）と減少している。これに対応して、近年では漁獲割合が高くなっており、1998年と

Table 20. Estimated fishing mortality coefficient (F) and catchability coefficient (q) in "Ko-ebi" shrimps in Tosa Bay

Year	$M=0.208$		$M=0.27$	
	F	q	F	q
1970	0.262	0.00026	0.200	0.00020
1971	0.165	0.00016	0.104	0.00010
1972	0.061	0.00008		
1973	0.199	0.00021	0.137	0.00015
1974	0.540	0.00058	0.479	0.00052
1975	0.291	0.00033	0.229	0.00026
1977	0.192	0.00022	0.130	0.00015
1979	0.265	0.00032	0.203	0.00024
1981	0.243	0.00032	0.181	0.00024
1982	0.314	0.00049	0.252	0.00039
1983	0.318	0.00044	0.256	0.00036
1985	0.419	0.00062	0.357	0.00053
1986	0.319	0.00050	0.258	0.00040
1988	0.244	0.00042	0.183	0.00031
1989	0.433	0.00075	0.372	0.00065
1990	0.204	0.00035	0.142	0.00024
1991	0.315	0.00059	0.254	0.00047
1992	0.245	0.00050	0.183	0.00038
1993	0.240	0.00053	0.179	0.00040
1994	0.490	0.00098	0.428	0.00085
1995	0.390	0.00091	0.328	0.00077
1996	0.463	0.00131	0.402	0.00114
1998	0.490	0.00159	0.429	0.00139
1999	0.516	0.00159	0.455	0.00140
2000	0.316	0.00097	0.254	0.00078

M denotes natural mortality coefficient

1999年では5～9月の間に5月当初の資源量の80%（ $M=0.208$ ）または70%（ $M=0.270$ ）近くを漁獲していた。

「小えび」の再生産関係を検討した。これまでに明らかにした小型クルマエビ科エビ類の産卵生態によると、アカエビなどでは前年発生群による初夏から秋にかけての産卵がほとんどであり、1個体が同一産卵期中に複数回の産卵を行い、それに由来する当年発生群が秋に現れる。また、漁獲物の大部分が前年発生群である。1個体の産卵回数と1回あたりの産卵量は不明なので、5～9月における月初頭の資源重量の和を親の重量、その翌年の5月初頭における資源量を子の個体数とし、再生産関係を見た。自然死亡係数を0.208とした場合、全体では親が多いほど子も多いという結果となったが（ $r=0.734$ ），親の資源重量が400トンを下回った1974年以降では、再生産関係は有意ではなかった（ $r=0.311$ ）（Fig. 52）。ここで用いたデータは、6月にCPUEが最大となる年を除く25年のうちの隣接する年から得られた18データセットであった。また、自然死

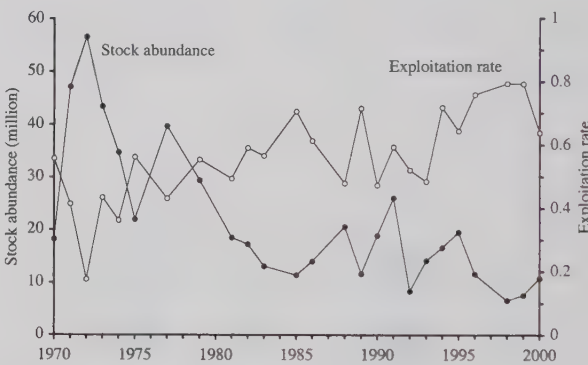


Fig. 50. Stock abundance at the beginning of May and exploitation rates of "Ko-ebi" shrimps in Tosa Bay from 1970 to 2000, where natural mortality was set as 0.208

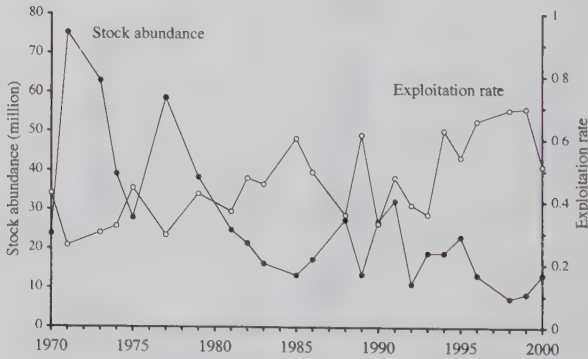


Fig. 51. Stock abundance at the beginning of May and exploitation rates of "Ko-ebi" shrimps in Tosa Bay from 1970 to 2000, where natural mortality was set as 0.270

亡係数を0.270とした場合も、再生産関係は有意ではなかった (Fig. 53)。この場合1972年では $Z=M$ となってしまうため、前述の18データセットから1972年の子の資源量と親の資源重量に関連する2データセットを除く16データセットを用いた。近年では、親の資源重量と子の加入量とも過去の最低水準となっており、子の

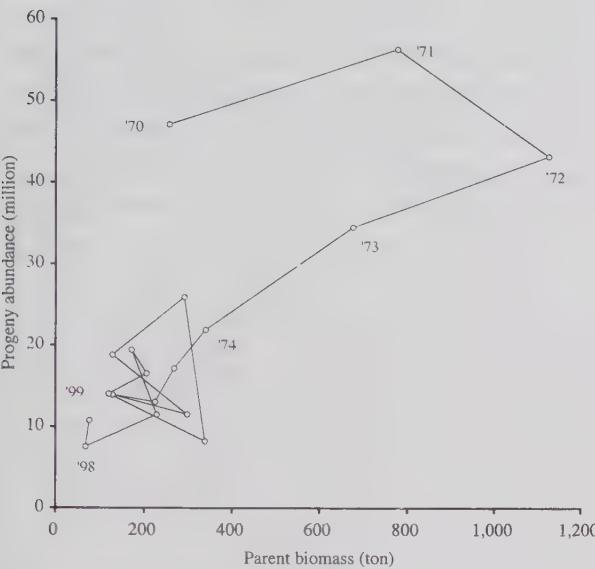


Fig. 52. Relationship between parent biomass and progeny abundance of "Ko-ebi" shrimps in Tosa Bay, where natural mortality was set as 0.208. Parent biomass represents sum of monthly biomass from May to September; progeny abundance represents abundance in May in the following next year.

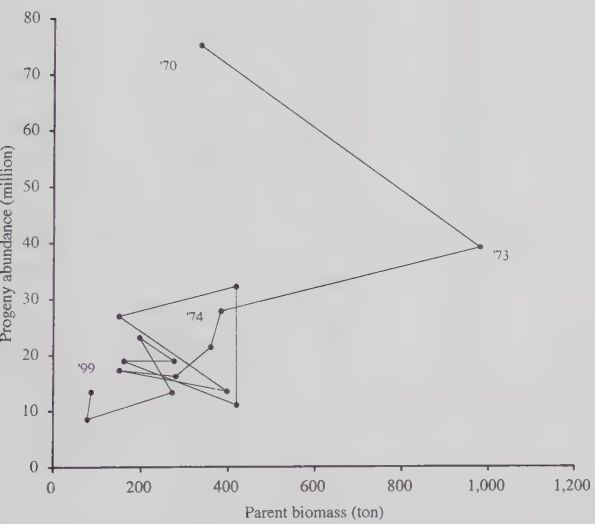


Fig. 53. Relationship between parent biomass and progeny abundance of "Ko-ebi" shrimps in Tosa Bay, where natural mortality was set as 0.270. Parent biomass represents sum of monthly biomass from May to September; progeny abundance represents abundance in May in the following next year.

加入量より親の資源重量の減少が著しい。1974年以降の再生産関係から、産卵量の増加を図るより加入した資源の有効利用を目指すことが資源管理方策として重要となるが、最低限の産卵量も確保しなければならない。ここでは、加入量当たり漁獲量 (YPR) を最大としつつ、親の資源重量も増加させるような漁期の設定を試みた。

ここまでの解析では、多くの年で全減少係数がほぼ一定となる5～9月を対象としてきたが、土佐湾中央部における小型底びき網漁業の漁期は4月から始まっている。ほとんどの年において4月より5月の漁獲尾数が多く、4月と5月のCPUEの対数の差から求めた全減少係数は負の値となった。この負の全減少係数は、加入から死亡を差し引いた増加を意味する。5月にCPUEが最大となる22年において4月の全減少 (増加) 係数を求めたところ、0.06～-1.05とその年変動は大きかったが、多くの年で0～-0.4の値を示した (Fig. 54)。

現行 (4月に漁獲を開始) の9月末までの漁獲量と水揚げ金額をそれぞれ1とし、漁獲開始月を5月及び6月とした場合の9月末までの漁獲量と水揚げ金額を試算した。5～9月では、自然死亡係数として先に示した0.208と0.270を、全減少係数として1990年代の最大値、平均値、最小値である0.725, 0.575, 0.412を用いた。4月では、全減少 (増加) 係数として1970～2000年に観察された範囲内で0.1, 0, -0.2, -0.4, -1.0の5つの値を用い、それぞれの場合の漁獲死亡係数を次式 (田中, 1985) により5～9月と漁獲利用率 (E) が同じとなる値とした。この場合、計算された漁獲尾数から求められた4月の全減少 (増加) 係数は、 E を求めるために用いたそれぞれの全減少 (増加) 係数に等しくなる。

$$E=e^{-M/2} (1-e^{-F}) \quad (Z=0)$$

$$E=(F/Z) (1-e^{-Z}) \quad (Z \neq 0)$$

漁期開始月を5月とした場合の試算の結果を示す

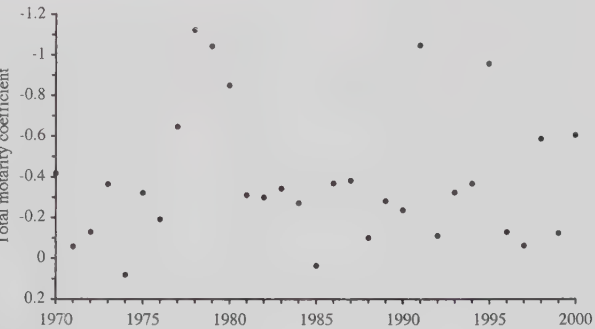


Fig. 54. Total mortality coefficient from April to May of "Ko-ebi" in Tosa Bay from 1970 to 2000

(Table 21)。5～9月の自然死亡係数を0.208とした場合、5～9月の全減少係数0.412かつ4月の全減少（増加）係数-0.2以上の場合を除いて、漁獲量は現行（4月に漁期開始）と同じか増加し、最大で1.10倍となった。また、5～9月の自然死亡係数を0.270とすると、5～9月の全減少係数0.725の場合および5～9月の全減少係数0.575かつ4月の全減少（増加）係数が-0.2以下の場合に漁獲量は現行と同じか増加したが、その他の条件では漁獲量は減少した。水揚げ金額は、5～9月の自然死亡係数0.208かつ全減少係数0.412かつ4月の全減少（増加）係数が0.1の場合、および5～9月の自然死亡係数0.270かつ全減少係数0.412かつ4月の全減少（増加）係数が-0.4以上の場合を除いて、現行と同じか増加し、最大で1.12倍となった。また、親の資

源重量（5～9月の初期資源重量の和）はすべての場合で増加し、現行の1.07～1.47倍となった。

漁期開始月を6月とした場合の試算の結果を示す（Table 22）。5～9月の自然死亡係数を0.208とした場合、5～9月の全減少係数0.725の場合および5～9月の全減少係数0.575かつ4月の全減少（増加）係数-0.2以下の場合に漁獲量は現行と同じか増加し、最大で1.10倍となったが、その他の条件では減少した。また、5～9月の自然死亡係数を0.270とした場合、すべての条件で漁獲量は増加しなかった。水揚げ金額は、5～9月の自然死亡係数0.208とした場合、5～9月の全減少係数0.412の場合を除いて増加し、最大で1.21倍になった。また、5～9月の自然死亡係数0.270とした場合、5～9月の全減少係数0.725の場合および5～9月の全

Table 21. Yeild per recruitment (YPR) of "Koebi" shrimps in Tosa Bay from the fishing starting month to September in the case that fishing starts on May, which is compared with the current case that fishing starts on April

May to Sep.		April		Weight	Money	Parent biomass
<i>M</i>	<i>Z</i>	<i>Z</i>	<i>F</i>			
0.208	0.725	-1	0.214	1.10	1.11	1.24
		-0.4	0.299	1.10	1.12	1.35
		-0.2	0.332	1.09	1.12	1.39
		0	0.362	1.07	1.10	1.44
		0.1	0.387	1.07	1.10	1.47
	0.575	-1	0.163	1.07	1.08	1.18
		-0.4	0.227	1.05	1.08	1.25
		-0.2	0.252	1.04	1.07	1.29
		0	0.276	1.03	1.06	1.32
		0.1	0.293	1.01	1.04	1.34
	0.412	-1	0.097	1.02	1.03	1.10
		-0.4	0.136	1.00	1.02	1.15
		-0.2	0.151	0.98	1.01	1.16
		0	0.166	0.97	1.00	1.18
		0.1	0.176	0.96	0.99	1.19
	0.725	-1	0.188	1.07	1.09	1.21
		-0.4	0.263	1.06	1.08	1.30
		-0.2	0.292	1.05	1.07	1.34
		0	0.318	1.03	1.05	1.37
		0.1	0.340	1.02	1.05	1.40
	0.575	-1	0.135	1.04	1.05	1.12
		-0.4	0.189	1.02	1.04	1.16
		-0.2	0.210	1.00	1.03	1.17
		0	0.229	0.98	1.01	1.17
		0.1	0.244	0.97	1.01	1.18
	0.412	-1	0.068	0.99	1.00	1.07
		-0.4	0.094	0.96	0.98	1.10
		-0.2	0.105	0.94	0.97	1.11
		0	0.116	0.92	0.95	1.12
		0.1	0.122	0.91	0.94	1.13

F, *M* and *Z* denote fishing, natural and total mortalities, respectively

減少係数0.575かつ4月の全減少（増加）係数-0.4以下の場合に、水揚げ金額は増加し、最大で1.1倍となった。親の資源重量は1.19~2.07倍となった。

考 察

御豊瀬漁協の小型底びき網漁業における「小えび」では、1日1隻当たり漁獲量（漁獲量／隻日数）は明瞭な減少傾向を示さなかった。しかし、隻日数の減少と漁獲量の減少が同時に起こっているため、1日1隻当たり漁獲量から資源状態を考察することはできない。また、ほとんどの年で4月から5月に漁獲尾数が増加し、加入が続いていることを示した。このため、本研

究では5月初頭の資源量を求め、その後の漁獲状況を観察した。

水産資源研究において、多くの場合自然死亡係数（ M ）を推定することは困難であることが多い（田中，1985）。本研究においても、Widrigの方法や拡張 De Lury法を用いて自然死亡係数を推定することはできなかった。そこで、田中（1960）の方法より推定した0.208、および1970~2000年で最も小さな全減少係数の0.270を月当たりの自然死亡係数として用いた。全減少係数は自然死亡係数と漁獲死亡係数の和であり、全減少係数が0.270と推定された1972年においても5月の初期資源尾数の17.6%を漁獲していたことから、現実の自然死亡係数は0.270よりかなり小さな値であると考えられる。

Table 22. Yeild per recruitment (YPR) of "Koebi" shrimps in Tosa Bay from the fishing starting month to September in the case that fishing starts on June, which is compared with the current case that fishing starts on April

May to Sep.		April		Weight	Money	Parent biomass
M	Z	Z	F			
0.208	0.725	-1	0.214	1.10	1.20	1.74
		-0.4	0.299	1.09	1.21	1.89
		-0.2	0.332	1.09	1.20	1.95
		0	0.362	1.07	1.19	2.01
		0.1	0.387	1.07	1.19	2.07
	0.575	-1	0.163	1.02	1.12	1.52
		-0.4	0.227	1.01	1.11	1.62
		-0.2	0.252	1.00	1.11	1.66
		0	0.276	0.98	1.09	1.71
		0.1	0.293	0.97	1.08	1.73
	0.412	-1	0.097	0.92	1.00	1.29
		-0.4	0.136	0.90	0.99	1.34
		-0.2	0.151	0.89	0.98	1.36
		0	0.166	0.87	0.96	1.38
		0.1	0.176	0.86	0.96	1.39
	0.725	-1	0.188	1.00	1.10	1.62
		-0.4	0.263	0.99	1.10	1.75
		-0.2	0.292	0.98	1.09	1.80
		0	0.318	0.96	1.07	1.85
		0.1	0.340	0.96	1.07	1.89
	0.575	-1	0.135	0.93	1.02	1.32
		-0.4	0.189	0.91	1.01	1.34
		-0.2	0.210	0.90	1.00	1.35
		0	0.229	0.88	0.98	1.35
		0.1	0.244	0.87	0.98	1.35
	0.412	-1	0.068	0.84	0.91	1.19
		-0.4	0.094	0.81	0.89	1.22
		-0.2	0.105	0.80	0.88	1.24
		0	0.116	0.78	0.86	1.25
		0.1	0.122	0.77	0.85	1.26

F , M and Z denote fishing, natural and total mortalities, respectively

クルマエビ科エビ類で推定された月当たりの自然死亡係数は、瀬戸内海燧灘の滞留期におけるクルマエビの0.219（石岡ら，1975），瀬戸内海西部域のクルマエビの0.21（檜山，1985），以西底びき網漁業におけるコウライエビの0.288（庄島，大滝，1982）などが推定されており，これらは本研究で用いた小型クルマエビ科エビ類のものとよく似ている。一方，瀬戸内海燧灘のクルマエビでは1.266と非常に大きな値が推定されたこともあった（土井ら，1972）。クルマエビやコウライエビは成長にともなう移動によって漁場からの移出があるため（真子，庄島，1969；倉田，1972），自然死亡係数は安定しないと考えられる。これに対し，本研究におけるアカエビなどの大陸棚型の種は着底以降に漁場から移動することはほとんど無いことから，加入の終了した5月から寿命の尽きる10月になるまでの自然死亡係数は比較的安定していると考えられる。

土佐湾における「小えび」漁獲量は1970年以来減少しているが，同時に延べ出漁隻数（隻日数）も減少しているので，1日1隻当たり漁獲量からその資源動向を窺うことはできない。しかし，本研究において5月初頭の資源量を推定したところ，1970年代に比べて近年は低いレベルにあり，漁獲割合が高くなっていることが明らかとなった。このように，土佐湾における「小えび」の近年の資源水準は，1970年代に比べかなり悪い状態にあると考えられた。

高知県漁業調整規則によると，土佐湾中央部における小型底びき網漁船の機関の許可最大馬力は，1973年に10馬力から15馬力となった。このことが「小えび」資源の悪化につながった可能性は否定できない。しかし，着業船の減少によってその後の漁獲努力量が大幅に減少しているにも関わらず，依然として「小えび」資源は回復していない。1970年では親の資源重量が小さかったにも関わらず翌年の加入量は非常に多かったが，そのような現象はその後には起こっていない（Figs. 52, 53）。このことから，「小えび」の再生産関係が変化してしまった可能性が高いと考えられる。このような再生産関係の変化はマイワシなどの浮魚類ではレジームシフトとして知られており，数十年規模で起こる地球的規模の気候変動に由来するとされている（川崎，1994）。土佐湾の「小えび」では，高度経済成長以来行われてきたダム建設や海砂の採取などの人為的環境変化による漁場生産力の低下も考えられるが，再生産関係変化の要因は現状では明らかではない。

近年の土佐湾における「小えび」の再生産関係から，産卵量保護が加入量の増大に結びつくとの期待はできない。このことから本研究では，現実的な資源管理方策として加入量当たり漁獲量（YPR）を現行より増大させ

ることを目的とし，漁期開始月を4月から5月及び6月に遅延した場合のYPRの変化を検討した。その結果，漁獲開始月を5月とすると，多くの場合で漁獲量は増加した。前述のように，5～9月では真の自然死亡係数は0.270より小さいと考えられ，4月の全減少（増加）係数が正となる（資源が減少する）ことは稀である。したがって，漁獲開始月を現行の4月から5月としても，9月末までの漁獲量は減少することではなく，最大で現行の1.10倍程度になると予想される。一方，漁獲開始月を6月とすると，条件によっては漁獲量が現行より減少する場合もあり得ると考えられた。したがって，本研究では，土佐湾の「小えび」漁獲量を増加させるため，漁獲開始月を5月とすることを提案する。

漁獲開始月を5月とした場合，水揚げ金額も最大で12%増加するとの結果が得られた。本研究では試算のために現行の月平均単価を用いたが，実際の単価は需要と供給のバランスで決まる。このため，漁期開始月を5月とすることで起こる単価の変化は予想できないことから，本研究では水揚げ金額の変化に関する考察は差し控える。

前述のように，近年の土佐湾における「小えび」では親の資源重量と子の加入量の関係は有意でなく，産卵量保護が加入量の増大に結びつくとの期待はできない。しかし，近年では親の資源重量は大幅に減少しており，これ以上の減少は加入量にも悪影響を与える恐れは十分にあると考えられる。本研究では，漁期開始月を5月とすることによって漁獲量が増加することを示した。「小えび」を構成する多くの種では4月にはまだ産卵が始まっていないので，漁期開始月を5月にすることは直接的な産卵保護とはならないが，これによって5～9月の親の資源重量は1.07～1.47倍になると試算された。「小えび」では体サイズの大きな個体ほど産卵量も多いことから，漁期開始月を5月とすると大型個体の増加によって産卵量が増加すると考えられる。このように，漁期開始月を現行の4月から5月にすることは，漁獲量の増大のみならず，産卵量確保の観点からも望ましいと考えられる。

要 約

第1章 我が国におけるクルマエビ科エビ類資源とその研究

クルマエビ科エビ類は，世界で最も重要な水産物の一つである。我が国においても，最も漁獲量の多いエビの分類群はクルマエビ科であり，なかでも小型種の漁獲量が多い。しかし，1980年代以降は小型底びき網漁業の漁労体数と漁獲量は減少している。小型底びき

網漁業の経営安定のために、クルマエビ科エビ類の資源管理が重要である。我が国におけるクルマエビ科エビ類の研究は、栽培漁業の対象種であるクルマエビやかつてさかんであった以西底びき網漁業の対象種であったコウライエビに関するものが多い。栽培漁業や大規模漁業の対象となっていない小型のクルマエビ科エビ類については、それらを主な漁獲対象とする小型底びき網漁業の盛んな西日本の内湾域を中心として、生活史研究が行われてきた。しかし、研究者や水域によって成長や寿命で異なる結果が示されているものもあり、議論が十分とは言えない。

このように、我が国は世界有数のクルマエビ科エビ類の消費国でありながら、その天然個体群に対する研究は十分と言える状態ではない。本研究では、我が国周辺水域では比較的温暖な土佐湾とその周辺において、クルマエビ科エビ類の種組成と大陸棚上の主要種の鉛直分布および生活史を明らかにした。また、そのような生物学的知見を利用した資源管理について、考察と提言を行った。

第2章 土佐湾周辺におけるクルマエビ科動物相とその特徴および漁業

土佐湾におけるクルマエビ科動物相を明らかにするため、小型底びき網漁船および調査船こたか丸による土佐湾の水深0～1,000mにおける標本採集、および叉手網による浦戸湾内河口域の干潟における標本採集を行った。また、土佐湾の小型底びき網漁業におけるクルマエビ科エビ類の重要性を明らかにするため、小型底びき網漁船の銘柄別漁獲量を検討した。また、クルマエビ科エビ類の漁獲物特性を明らかにするために、漁獲物の種組成を調査した。

土佐湾周辺の干潟から大陸斜面にわたる水域から、35種のクルマエビ科を確認した。また、それらの分布様式を次の5つの型に分けた。(1) 干潟型：内湾で稚エビ以降の生活史を全うし、成体となっても外海に出ることはない。モエビがこの型に属する。(2) 干潟－上部大陸棚型：内湾を稚エビの生育場とし、成長とともに外海に出てゆく。成体となった後に内湾に戻るものもある。クルマエビなど6種がこの型に属する。(3) 大陸棚型：稚エビから成体まで大陸棚に分布する。アカエビやキシエビなどの23種がこの型に属する。(4) 大陸棚－大陸斜面型：稚エビ期から成体まで大陸棚から大陸斜面に分布する。シロエビなど3種がこの型に属するが、いずれも大陸斜面に分布の中心があると考えられる。(5) 大陸斜面型：稚エビ期から成体まで大陸斜面に分布する。サケエビとベニガラエビがこの型に属する。水深400mより深所には分布しない。土佐湾

では、他水域と比べて特に大陸棚上部に棲息する種が多かった。クルマエビ科の分布の中心は熱帯の浅海域にあり、年間最低水温が15℃以下となる水域では種数は大幅に減少する。我が国沿岸の多くの内湾域では冬季の水温は10℃近くにまで低下するが、土佐湾大陸棚上部では黒潮の影響で冬季でも水温15℃以下に低下しない。このように、土佐湾におけるクルマエビ科の種数が豊富であることの理由として、黒潮の影響で冬季でも温暖な環境が考えられた。

小型底びき網漁業の漁獲物において、重量の23.5%および金額の38.7%が「小えび」と総称される小型クルマエビ科エビ類であり、最も重要な漁獲物であった。このうち、アカエビが重量、金額とも最も多かった。しかし、土佐湾大陸棚上に多く棲息するキシエビの漁獲物中の割合はわずかであった。漁獲物の種組成は、水域の種組成だけでなく地域における利用形態を反映する場合もあると考えられた。

第3章 土佐湾大陸棚上部におけるクルマエビ科エビ類の鉛直分布構造

土佐湾周辺において特にクルマエビ科エビ類の種数の多かった大陸棚上部（水深5mから75m）における分布構造水域において、クルマエビ科群集の鉛直分布構造を調べた。

クルマエビ科全体の水深別平均密度は、水深45mにおいて最大値を示し、45m以浅では浅くなるほど、45m以深では深くなるほど低かった。また、種組成は水深変化に伴って連続的に変化した。主要9種の水深別平均密度はそれぞれ正規分布様の分布を示した。それらは互いに重なり合いながらも、分布の中心と範囲は少しずつずれており、水深による種組成の変化は、水深が深くなるごとにある種が現れてある種が消えていく過程に対応していた。このような種組成の水深変化に伴う連続的な変化は、季節によって崩れることはほとんどなかった。クルマエビ科エビ類は昼間に砂に潜る種が多く、種ごとに好適な底質粒度が異なることが知られている。したがって、大陸棚上部におけるクルマエビ科種組成の連続的な変化の要因として、底質粒度組成の連続的な変化が重要であると考えられた。底質粒度が均一な水域では少数の種が優占してしまうと考えられるが、土佐湾の大陸棚上部では底質粒度組成が連続的に変化するため多くの種が棲息可能であると考えられた。

第4章 土佐湾大陸棚上における主要4種の成熟過程と産卵期

雌生殖腺の組織学的観察によって、土佐湾大陸棚上

の優占種であるアカエビ属4種（キシエビ、アカエビ、シナアカエビ、ミマセアカエビ）の繁殖生態を明らかにした。

キシエビの卵母細胞の発達段階は、核のヘマトキシリン染色性、細胞質や嚢胞細胞の有無、油球や卵黄球の出現、核の収縮と縁辺部への移動などによって、接合期であるStage Iから排卵後の成熟期であるStage VIIまでの7段階に分けられた。この7段階を通して、これまで知られているクルマエビ科の卵母細胞で一般的な表層桿状体は現れなかった。同じ卵巣中に、成熟の進んだStage VIまたはVIIの卵母細胞とともにいろいろな発達段階の未成熟な卵母細胞が共存した。このような卵母細胞の形態と卵巣内の成熟状況は、キシエビ以外ではStage VIIを確認することができなかったことを除いて、観察した4種で共通であった。Stage V以上に発達した卵母細胞は、キシエビでは周年、アカエビ、シナアカエビ、ミマセアカエビでは初夏から秋に出現した。GSIの高い個体ほどStage VおよびStage VI～VIIに発達した卵母細胞の出現率は高く、キシエビではGSI 4以上、アカエビ、シナアカエビ、ミマセアカエビではGSI 2以上の個体の50%以上がStage V以降の卵母細胞を有していた。

表層桿状体が出現しないことは、アカエビ属に一般的なものである可能性が強いと考えられた。また、ここで観察した4種のアカエビ属は同一産卵期に複数回の産卵を行い、その産卵間隔はかなり短いと考えられた。キシエビでは周年、他の3種では初夏から秋に産卵が行われていると考えられた。初夏から秋にかけての産卵期はこれまでの我が国周辺の多くのクルマエビ科エビ類についての報告とほぼ同じであるが、キシエビの周年にわたる産卵は我が国周辺のクルマエビ科エビ類で初めて確認された。

第5章 土佐湾大陸棚上における主要4種の成長と個体群構造

土佐湾大陸棚上の優占種であるアカエビ属4種の頭胸甲長（CL）組成およびCL階級別の生殖腺重量指数（GSI）組成の季節変化、卵母細胞の発達段階の観察を行い、個体群の世代構造を明らかにした。

キシエビでは1年に複数の世代が交代し、世代間で体サイズと寿命に季節変異がみられた。すなわち、夏から秋の高水温期には短命の小型世代が何度か交代し、冬から春の低水温期には半年ほど生存する大型世代となる。1年に近いような長期にわたる産卵期は、これら複数の世代の産卵期がつながることにより形成される。他水域との比較から、キシエビでは高水温下で成熟体サイズが小型化することおよび産卵期が長期化することによって、

年間世代数が増加すると考えられた。

アカエビ、シナアカエビ、ミマセアカエビでは、それぞれ体サイズが異なるものの、同じ生活史パターンを示した。すなわち、年間1世代であり、初夏から秋にかけて前年発生群が産卵を行い、この産卵に由来する当年発生群が秋から初冬に標本中に加わる。当年発生群の一部には秋に産卵に加わるものがある。冬季の低水温期にも成長が認められ、発生からほぼ1年でその生活史を終える。秋における当年発生群の成熟体サイズは初夏における前年発生群の成熟体サイズより小さく、高水温環境における成熟体サイズの小型化が見られた。冬季の水温低下の著しい水域におけるアカエビでは、冬から春における成長の停滞によって最大体サイズへの到達時間が遅れ、寿命は最大で2年となると考えられた。

このように、土佐湾におけるアカエビ属4種的生活史は、(A) キシエビでみられた年間複数世代のものと、(B) アカエビなど3種でみられた年間1世代のものとの二つのパターンに類別することができた。これらの生活史パターンは水温によって変化する。この二つの生活史パターンは連続的である可能性があり、熱帯水域ではアカエビなどでもAの生活史となる可能性があると考えられた。一方、アカエビ属にはアカエビなど頭胸甲に発音器を持つものと、キシエビなどそれを持たないものがあり、生活史パターンの違いはそのような系統を反映している可能性もある。本研究でも、体サイズの異なるアカエビ、シナアカエビ、ミマセアカエビの発音器を有するグループの生活史パターンはAであり、発音器を持たないキシエビはBであった。アカエビ属の生活史が水温変化に伴って連続的に変化するとしても、変化を引き起こす水温が発音器を有するグループと発音器を持たないグループで系統的に異なる可能性があると考えられた。今後、アカエビ属の生活史の水温による変化を一般化するために、さらに多くの水域と種について生活史を解明し、比較を行う必要がある。

第6章 資源管理

土佐湾中央部で操業する小型底びき網漁船の多くが所属する御豊瀬漁協における1970年から2000年の月別の「小えび」漁獲量と水揚げ金額および出漁隻数のデータを用い、小型クルマエビ科エビ類の資源状態を明らかにし、その資源管理に関する提言を行った。

土佐湾大陸棚上の小型底びき網漁業の漁期は4～12月である。「小えび」の最も重要な構成種であるアカエビの生活史および漁獲物の体サイズから、4～10月の間に小型底びき網漁船が漁獲するアカエビは前年発生群であることが明らかとなった。ほとんどの年において、CPUE（漁獲尾数／出漁隻数）の対数は4月から5

月に増加し、5～9月にほぼ一定の割合で減少し、10月に急激に減少した。アカエビの生活史から、前年発生群の加入は4月いっぱい続き、5～9月の間に一定の全減少係数で減少し、10月には寿命が尽きることにによって自然死亡係数が増大すると考えられた。CPUEの対数の時間変化の回帰分析によって、5～9月の間の全減少係数と5月初頭の資源量を推定した。これによると、全減少係数は0.270～0.749と年による変動が大きかった。5月初頭の資源量は1970年代に比べて1980年以降で大きく減少しており、これに対応して漁獲割合が高くなっていた。特に1998年と1999年では5月初頭の資源量の70～80%を漁獲していた。親の資源重量が400トンを下回った1974年以降では、「小えび」の再生産関係は有意ではなかったが、近年では親の資源重量と子の加入量とも過去の最低水準となっている。このことから、産卵量の増加を図るより加入した資源の有効利用を目指す資源管理方策が重要となるが、これ以上産卵量を減少させることもできない。そこで、加入量当たり漁獲量を最大としつつ、親の資源重量も増加させるような漁期の設定を試みた。その結果、漁期開始月を現行の4月から5月とすると、漁獲量は最大で現行の1.12倍となり、親の資源重量は現行の1.07～1.47倍となると予想された。一方、漁期開始月を6月とすると、条件によって漁獲量は現行より減少する恐れがあると考えられた。

このように、漁獲量と産卵量の増大のために、漁期開始月を現行の4月から5月とすることが有効であると考えられた。

謝 辞

本研究をまとめるにあたって、適切なご指導とご助言を賜った東京水産大学教授渡邊精一博士に心より感謝の意を表します。論文校閲の労を取られ、有益なご助言を賜った東京水産大学教授瀬川 進博士、同教授北田修一博士に深謝いたします。また、その旧南西海区水産研究所ご在任中にクルマエビ科エビ類研究のきっかけをお与えくださり、東京水産大学教授となられた後も論文校閲と適切なご助言を頂いた東海 正博士に深謝いたします。種の同定と記載のご指導を賜るとともに、研究遂行への叱咤激励を賜った水産大学校教授林 健一博士に深謝いたします。

高知県海洋局小松章博士には浦戸湾内の調査の機会をご提供いただくとともに、調査にご同行いただきました。徳島県水産課上田幸男博士には有益なご助言を賜るとともに、研究遂行に対する叱咤激励を賜りました。また、高知県水産試験場および高知県海洋局の方々に

は調査へのご協力とご配慮を賜りました。心よりお礼申し上げます。

山下幸三組合長をはじめ御豊瀬漁業協同組合の方々には、小型底びき網漁船による調査についてのご協力を賜るとともに、水揚げデータのご提供を賜りました。また、高知市漁協の方々には浦戸湾内の調査について、ご協力を賜りました。特に、平成13年に病を得て帰らぬ人となった御豊瀬漁協所属小型底びき網漁船銀洋丸船長山下 泉氏には、3年間にわたって行った毎月の調査に絶大なるご協力を賜りました。心よりお礼を申し上げます。

旧南西海区水産研究所外海調査研究部長小坂 淳博士、同部部長正木康昭博士、中央水産研究所黒潮研究部長入江隆彦博士、同部部長石田行正博士、同部主任研究官梨田一也氏から、懇切なご指導とご鞭撻を賜りました。特に、旧南西海区水産研究所外海底魚資源研究室長堀川博史博士、中央水産研究所資源生態研究室長本多仁博士のご指導とご協力無くして本研究を遂行することは不可能でした。また、平成5年に旧南西海区水産研究所底魚資源研究室長を退職された通山正弘氏には有益なご助言を賜りました。心から感謝いたします。

最後に、日常から有益なご助言を頂いた旧南西海区水産研究所外海調査研究部および中央水産研究所黒潮研究部の方々、事務手続きをご担当いただいた同高知総務分室の方々、水産総合研究センター最小の調査船ながら水深1,000mという深海にまで底びき網調査を実施いただいた調査船こたか丸の歴代船長および乗組員の方々、標本測定やデータ入力をお手伝いいただいた臨時職員の方々に對し、心から感謝の意を表します。

文 献

- 安部恒之，日下部敬之，鍋島安信，辻野耕實，1995: 大阪湾におけるヨシエビの漁業生物学的研究. 大阪水試研報，**9**，57-75.
- Anderson S. L., Chang E. S., and Clark Jr. W. H., 1984: Timing of postvitellogenic ovarian changes in the ridgeback prawn *Sicyonia ingentis* (Penaeidae) determined by ovarian biopsy. *Aquaculture*, **42**, 257-271.
- Bray J. R. and Curtis J. T., 1957: An ordination of the upland forest communities of southern Wisconsin. *Ecol. Monog.*, **27**, 325-349.
- Choi J. H. and Hong S. Y., 2001: Larval development of the kishi velvet shrimp, *Metapenaeopsis dalei* (Rathbun) (Decapoda: Penaeidae), reared

- in the laboratory. *Fish. Bull.*, **99**, 275-291.
- Clark W. H. and Lynn J. W., 1977: A Mg^{++} dependent cortical reaction in the eggs of penaeid shrimp (1). *J. Exp. Zool.*, **200**, 177-183.
- Clark W. H., Lynn J. W., Yudin A. I., and Persyn H. O., 1980: Morphology of the cortical reaction in the eggs of *Penaeus aztecus*. *Biol. Bull.*, **158**, 175-186.
- Crococ P. J. and Kerr J. D., 1983: Maturation and spawning of the banana prawn *Penaeus merguensis* de Man (Crustacea: Penaeidae) in the Gulf of Carpentaria, Australia. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, **69**, 37-59.
- Crosnier A., 1985: Crustacés Décapodes: Penaeidae les espèces indo-ouest-pacifiques du genre *Parapenaeus*. *Mém. Mus. natn. Hist. nat., sér. A, Zool.*, **133**, 305-353.
- Crosnier A., 1987: Les espèces indo-ouest-pacifiques d'eau profonde du genre *Metapenaeopsis* (Crustacea Decapoda Penaeidae). *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 4e sér., 9, section A, n^o, **2**, 409-453.
- Crosnier A., 1991: Crustacea Decapoda: Les *Metapenaeopsis* indo-ouest-pacifiques sans appareil stridulant (Penaeidae) Deuxième partie. Résultats des campagnes MUSORSTOM, Volume 9. *Mém. Mus. natn. Hist. nat. (A)*, **152**, 155-297.
- Crosnier A., 1994: Crustacea Decapoda: Les *Metapenaeopsis* indo-ouest-pacifiques avec un appareil stridulant (Penaeidae). Résultats des campagnes MUSORSTOM, Volume 12. *Mém. Mus. natn. Hist. nat. (A)*, **161**, 255-337.
- Dall W., 1991: Zoogeography of the Penaeidae. *Mem. Queensland Mus.*, **31**, 39-50.
- Dall W., Hill B. J., Rothlisberg P. C., and Staples D. J., 1990: The biology of Penaeidae, *Advances in Marine Biology*, 27, Academic Press, London, 489pp.
- 土井長之, 金 容文, 高尾亀次, 石岡清英, 岡田啓介, 1972: 燧灘底びき漁場におけるクルマエビの資源解析. *東海水研報*, **69**, 11-28.
- Egusa S. and Yamamoto T., 1961: Studies on the respiration of the "Kuruma" prawn *Penaeus japonicus* Bate-I. Burrowing behavior, with special reference to its relation to environmental oxygen concentration. *Nippon Suisan Gakkaishi*, **27**, 22-27.
- Fuss C. M., 1964: Observations on burrowing behavior of the pink shrimp, *Penaeus duorarum* Burkenroad. *Bull. Mar. Sci. Gulf Caribbean*, **14**, 62-73.
- Galil B. S. and Golani D., 1990: Two new migrant decapods from the eastern Mediterranean. *Crustaceana*, **58**, 229-236.
- 原 健一, 檜山節久, 大内俊彦, 田村ひろし, 1969: コウライエビ種苗の移植放流について (1). 山口内水試調研業績, **18**, 1-9.
- 橋詰和慶, 1999: 甲殻類における成熟開始サイズ変異の意義. *海洋と生物*, **21**, 477-486.
- 林 健一, 1992: 日本産エビ類の分類と生態 I, 根鰓亜目 (クルマエビ上科, サクラエビ上科), 生物研究社, 東京, 300pp.
- Hayashi K., Aoyama M., Fujiwara S., and Yu H. P., 1992: Indian white prawn *Penaeus (Fenneropenaeus) indicus* new to the Japanese fauna. *Nippon Suisan Gakkaishi*, **58**, 167.
- Hayashi K. and Toriyama M. 1980: A new species of the genus *Trachypenaeus* from Japan (Crustacea, Decapoda, Penaeidae). *Bull. Nansei Reg. Fish. Res. Lab.*, **12**, 69-73.
- 林 知夫, 長谷川 彰, 斎藤雄之助, 安村 長, 多胡信良, 吉本幸雄, 1967: 周防灘におけるシバエビ資源の有効利用について. 内海水研刊行物C輯, **5**, 83-106.
- 林 凱夫, 1974: 大阪湾の漁場環境と底生生物相について. *大阪水試研報*, **4**, 42-75.
- 肥後伸夫, 符 啓超, 1988: 八代海南部海域のエビ類相について. *鹿児島大水産学部紀要*, **37**, 45-50.
- 檜山節久, 1985: クルマエビの資源量推定について. *山口内水試報*, **13**, 17-23.
- 檜山節久, 林 泰行, 1991: 瀬戸内海西部海域におけるサルエビの成長. *山口内水試報*, **19**, 1-15.
- Horikawa H., 1993: Bathymetric gradient analysis of demersal fish fauna across the continental shelf and slope of Tosa Bay, southwestern Japan. PhD Thesis, University of Tokyo, 226pp.
- 堀川博史, 通山正弘, 1984: オッタートロール網及びビームトロール網の漁獲物組成の比較検討. 昭和58年度漁業資源研究会議西日本底魚部会報, 81-88.
- Hudinaga M., 1942: Reproduction, development and rearing of *Penaeus japonicus* Bate. *Jap. J. Zool.*, **10**(2), 1-393, pl. 16-46.
- 池原 研, 岡村行信, 1985: 第18章土佐湾, I 地質, 日本

- 全国沿岸海洋誌, 日本海洋学会沿岸海洋研究部会編, 東海大学出版会, 東京, pp. 723-731.
- 池松 弥, 1963: 有明海におけるエビ, アミ類の生活史, 生態に関する研究. 西水研報, **30**, 1-124.
- 石岡清英, 高尾亀次, 外間源治, 長谷川 彰, 1975: クルマエビの漁業生物学的研究 I 燧灘西部資源の加入量の推定. 南西水研報, **8**, 67-79.
- 亀崎直樹, 野村恵一, 濱野龍夫, 御崎 洋, 1988: 甲殻類(エビ, ヤドカリ), 沖縄海中生物図鑑8, 新星図書出版, 浦添市, 232pp.
- 蒲原稔治, 1958: 浦戸湾内の魚類. 高知大学術研報, **7** (13), 1-11.
- 川崎 健, 1994: 浮魚生態系のレジームシフト(構造的転換)問題の10年. FAO専門家会議(1983)からPICES第3回年次会合(1994)まで. 水産海洋研究, **58**, 321-333.
- King J. E., 1948: A study of the reproductive organs of the common marine shrimp, *Penaeus setiferus* (Linnaeus). *Biol. Bull.*, **94**, 244-262.
- 小林四郎, 1995: 生物群集の多変量解析, 蒼樹書房, 東京, 194pp.
- 高知県水産試験場, 1999: 高知県, 平成9年度放流資源共同管理型栽培漁業推進調査事業報(クルマエビ).
- Kogure Y. and Hayashi I., 1998: Bathymetric distribution pattern of echinoderms in the Sado Strait, the Japan Sea. *Bull. Japan Sea Natl. Res. Inst.*, **48**, 1-16.
- 小嶋喜久雄, 花渕靖子, 1981: 油谷湾におけるエビ・カニ類の生態学的研究-I. 出現種および種組成の季節変化. 西水研報, **56**, 39-54.
- 駒井智幸, 丸山秀佳, 小西光一, 1992: 北海道の十脚甲殻類の分布リスト. 甲殻類の研究, **21**, 189-205.
- 小坂昌也, 1972: 仙台湾におけるメガロベントスの食物連鎖, エビ類と底魚の主要連鎖とその季節変化について. ベントス研連誌, **5/6**, 9-12.
- 小坂昌也, 1977: 仙台湾産キシエビ *Metapenaeopsis dalei* (Rathbun) の生態. 東海大紀要海洋学部, **10**, 129-136.
- 小坂昌也, 1979: 仙台湾産サルエビ *Trachypenaeus curvirostris* (Stimpson) の生態. 東海大紀要海洋学部, **12**, 167-172.
- Kubo I., 1949: Studies in penaeids of Japanese and its adjacent waters. *J. Tokyo Col. Fish.*, **36**, 1-467.
- 倉田 博, 1972: クルマエビ栽培における種苗とその繁殖に関する諸原理について. 南西水研報, **5**, 33-75.
- 栗原健夫, 1996: 若狭湾産ヒトデ類の底質と水深による種組成変化. *Benthos Res.*, **50**, 1-10.
- 日下部敬之, 1997: 大阪湾におけるサルエビの成長と成熟. 大阪水試研報, **10**, 59-69.
- Liu C. and Zhong Z., 1988: Penaeoid shrimps of the South China Sea, Agricultural Publishing House, Beijing, 278pp. (in Chinese).
- 前川兼佑, 1961: 瀬戸内海, 特に山口県沿海における漁業の調整管理と資源培養に関する研究. 第3編重要資源生物の生態. 第3節甲殻類. 山口内水試調研業績, **11**, 156-205.
- 前川兼佑, 八柳健朗, 1953: さるえび, あかえび, とらえびの生態学的研究. 山口内水試調研業績, **5**, 1-10.
- Martosubroto P., 1974: Fecundity of pink shrimp, *Penaeus duorarum* Burkenroad. *Bull. Mar. Sci.*, **24**, 606-627.
- 松宮義春, 岡 正雄, 1977: 壱岐蛸蛾瀬戸周辺のキシエビ, モギエビについて, 壱岐の生物-対馬との対比, pp.337-342.
- Medina A., Vila Y., Mourente G., and Rodriguez A., 1996: A comparative study of the ovarian development in wild and pond-reared shrimp, *Penaeus kerathurus* (Forskål, 1775). *Aquaculture*, **148**, 63-75.
- 宮本博和, 有江康章, 1992: 福岡県豊前海域におけるクルマエビ *Penaeus japonicus* Bate の研究 I. 成熟について. 福岡豊前水試研報, **5**, 19-29.
- 宮田和夫, 山重政則, 杉浦健三, 1985: 第18章土佐湾. II 物理. 日本全国沿岸海洋誌. 日本海洋学会沿岸海洋研究部会編, 東海大学出版会, 東京, pp. 732-740.
- Morisita M., 1959: Measuring of interspecific association and similarity between communities. *Mem. Fac. Sci., Kyushu Univ. Series E (Biology)*, **3**, 65-80.
- Morisita M., 1971: Composition of the Id-index. *Res. Popul. Ecol.*, **13**, 1-27.
- Motoh H., 1972: A faunal list of the macruran decapoda from Nanao Bay, Ishikawa prefecture, middle Japan. *Bull. Ishikawa Pref. Mar. Cult. Sta.*, **2**, 29-50.
- 宗景志浩, 木村晴保, 1985: ボックスモデルによる浦ノ内湾の下層水の交換について. 高知大海洋生物研報, **7**, 61-72.
- 中島信次, 1987: 不知火海におけるコウライエビの放流調査について. さいばい, **44**, 24-27.
- 中田尚宏, 1988: 横浜, 川崎沖の底生性魚類, 甲殻類, 軟体類の分布. 神奈川水試研報, **9**, 67-74.

- 岡 正雄, 1967: コウライエビ *Penaeus orientalis* Kishinoueの研究Ⅲ. 卵巣の構造と排卵機構について. 長崎大水産学部研報, **23**, 43-56.
- 岡 正雄, 白旗総一郎, 1965: コウライエビ *Penaeus orientalis* Kishinoueの研究Ⅱ. 卵巣卵の形態的分類と卵巣成熟度について. 長崎大水産学部研報, **18**, 30-40.
- Penn J. W., 1980: Spawning and fecundity of the western king prawn, *Penaeus latisulcatus* Kishinoue, in western Australian waters. *Aust. J. Mar. Freshwater Res.*, **31**, 21-35.
- Pillai M. C. and Clark W. H., 1987: Oocyte activation in the marine shrimp, *Sicyonia ingentis*. *J. Exp. Zool.*, **244**, 325-329.
- Raffaelli D. and Hawkins S., 1996: 潮間帯の生物学 (上) (訳: 朝倉彰), 文一総合出版, 東京, 311pp.
- Ronquillo J. D. and Saisho T., 1997: Larval development of *Metapenaeopsis barbata* (de Haan, 1844) (Crustacea: Decapoda: Penaeidae). *Aust. J. Mar. Freshwater Res.*, **48**, 401-414.
- 斎藤 勉, 1990: 土佐湾陸棚縁辺部における物理環境の変動. 南西外海の資源・海洋研究, **6**, 13-18.
- 阪地英男, 1995: トラエビ *Metapenaeopsis acclivis* (Rathbun), アカエビ *M. barbata* (De Haan), キシエビ *M. dalei* (Rathbun) 及びサルエビ *Trachypenaeus curvirostris* (Stimpson) の潜砂能力. 南西水研報, **28**, 1-7.
- 阪地英男, 1997: 土佐湾浅海域と瀬戸内海安芸灘におけるクルマエビ科エビ類種組成の比較. 南西外海の資源・海洋研究, **13**, 47-52.
- Sakaji H. and Hayashi K., 1997: First record of Penaeid shrimp *Metapenaeopsis gallensis* from Japanese waters. *Bull. Nansei Natl. Fish. Res. Inst.*, **30**, 15-19.
- Sakaji H. and Hayashi K., in press: A review of the *Trachysalambria curvirostris* species group with description of a new species (Crustacea: Decapoda: Penaeidae), *Species Diversity*.
- 阪地英男, 東海 正, 1990: 安芸灘における小型エビ類の分布. 漁業資源研究会議西日本底魚部会報, **18**, 59-67.
- 阪地英男, 東海 正, 佐藤良三, 1992: 瀬戸内海安芸灘におけるアカエビの成長と成熟. 日水誌, **58**, 1021-1027.
- 阪本俊雄, 林 健一, 1977: 紀伊水道における小型底びき網漁業のエビ類. 日水誌, **43**, 1259-1268.
- 庄島悦子, 大滝英夫, 1982: コウライエビの資源解析. 西水研報, **58**, 23-51.
- Sneath P. H. and Sokal R. R., 1973: Numerical Taxonomy: The Principles and Practice of Numerical Classification, Freeman, San Francisco.
- 田染博章, 能津純治, 1970: 豊後水道におけるクルマエビの研究Ⅱ産卵期について. 大分水試報, **7**, 1-10.
- 田中昌一, 1960: 水産生物のPopulation dynamicsと漁業資源管理. 東海水研報, **28**, 1-200.
- 田中昌一, 1985: 水産資源学総論, 恒星社厚生閣, 東京, 381pp.
- 玉越紘一, 1993: 遠州灘西部海域における小型底曳網本船日誌からみた漁場利用と主要魚種の分布. 南西外海の資源・海洋研究, **9**, 15-30.
- 玉城英信, 勝股亜生, 新里 亨, 1989: 釣り餌として利用されているエビ類について. 昭和62年度沖縄水試事業報, 182-186.
- Tan-Fermin J. D. and Pudadera R. A., 1989: Ovarian maturation stages of the wild giant tiger prawn, *Penaeus monodon* Fabricus. *Aquaculture*, **77**, 229-242.
- 東海 正, 1993: 瀬戸内海における小型底びき網漁業の資源管理. 南西水研報, **26**, 31-106.
- Tokai T., Ito H., Masaki Y., and Kitahara T., 1990: Mesh selectivity curves of a shrimp beam trawl for southern rough shrimp *Trachypenaeus curvirostris* and mantis shrimp *Oratosquilla oratoria*. *Nippon Suisan Gakkaishi*, **56**, 1231-1237.
- 東海 正, 阪地英男, 1989: 瀬戸内海における小型エビ類の分布. 第21回南西海区ブロック内海漁業研究会報, 55-70.
- 徳田眞孝, 1994: 今川河口域におけるシバエビの成長および発生量からの漁獲予測. 福岡水産海洋技術センター研報, **2**, 43-42.
- Tong J., G., Chan T., and Chu K., H., 2000: A preliminary phylogenetic analysis of *Metapenaeopsis* (Decapoda: Penaeidae) based on mitochondrial DNA sequences of selected species from the Indo-West Pacific. *J. Crust. Biol.*, **20**, 541-549.
- 通山正弘, 1981: 土佐湾産浅海性エビ類の生態, 特にクルマエビとアカエビについて. 昭和55年度漁業資源研究会議西日本底魚部会報, 16-38.
- 通山正弘, 林 健一, 1982: 土佐湾の砂泥性, 浮遊性エビ類とその分布. 南西水研報, **14**, 83-105.
- 通山正弘, 堀川博史, 石田 実, 1991: 黒潮とその周辺域で採集されたテラオクルマ幼生について. 南西

- 水研報, **24**, 153-162.
- 通山正弘, 坂本久雄, 堀川博史, 1987: 土佐湾におけるヤリイカの分布と環境との関係. 南西外海の資源, 海洋研究, **3**, 27-36.
- Tren T. and Yeh S., 1995: Growth parameters of Red-spot shrimp, *Metapenaeopsis barbata*, from the adjacent waters off Taichung harbor. *J. Fish. Soc. Taiwan*, **22**, 53-68.
- Tuma D. J., 1967: A description of the development of primary and secondary sexual characters in the banana prawn, *Penaeus merguensis* de Man (Crustacea: Decapoda: Penaeinae). *Aust. J. Mar. Freshwater Res.*, **18**, 73-88.
- 上田幸男, 1987: 紀伊水道産サルエビの産卵と成長. 水産増殖, **35**, 161-169.
- 上田幸男, 1990: 紀伊水道産スベスベエビの生態学的知見. 南西外海の資源・海洋研究, **6**, 55-64.
- 上田幸男, 1992: 紀伊水道におけるエビ群集の水深別分布と消長. 南西外海の資源・海洋研究, **8**, 71-87.
- 上田幸男, 1996: 紀伊水道におけるエビ類の水深別分布. 日水誌, **62**, 572-577.
- 宇都宮 正, 1959: 周防灘の4漁場におけるエビ類の組成, 分布等の変異について. 山口内水試調研業績, **10**, 39-86.
- Whitakker R., H., 1952: A study of summer foliage insect communities in the Great Smoky Mountains. *Ecol. Monogr.*, **22**, 1-44.
- Williams A., B., 1958: Substrates as a factor in shrimp distribution. *Limnol. Oceanogr.*, **3**, 283-290.
- Wu C., 1984: Survey of shrimp in Taiwan Strait and biological studies of Thick-shell shrimp *Metapenaeopsis barbata* (de Haan). *Bull. Taiwan Fish. Res. Inst.*, **37**, 67-82.
- 山口義昭, 1981: 瀬戸内海における小型エビ類の種組成の変化. 昭和55年度漁業資源研究会議西日本底魚部会報, 6-15.
- Yano I., 1984: Rematuration of spent kuruma prawn, *Penaeus japonicus*. *Aquaculture*, **42**, 179-183.
- Yano I., 1988: Oocyte development in the kuruma prawn *Penaeus japonicus*. *Mar. Biol.*, **99**, 547-553.
- 安田 治三郎, 1949: サルエビ *Trachypenaeus curvirostris* (Stimpson) の生態に関する二, 三に就いて. 日水誌, **15**, 180-189.
- 安田治三郎, 1956: 内湾に於ける蝦類の資源生物学的研究(Ⅱ). 各論 各種類の生態に関する研究. 内水研報, **9**, 1-81.
- 安田治三郎, 1958: 内湾に於ける蝦類の資源生物学的研究. 内水研報, **11**, 171-198.
- 安田治三郎, 篠岡久夫, 小林歌男, 1957: 瀬戸内海のエビ漁業の合理化に関する研究Ⅱ エビの種類, 分布, 移動並びに組成に就いて. 内水研報, **10**, 28-41.
- 八柳健朗, 前川兼佑, 1954: 山口県瀬戸内海における重要生物の生態学的研究. 第7報瀬戸内海産シバエビ *Metapenaeus joyneri* (Miers) の生態. 山口内水試調研業績, **6**, 1-9.
- 八柳健朗, 前川兼佑, 1955: 山口県瀬戸内海における重要生物の生態学的研究. 第8報瀬戸内海産クルマエビ *Penaeus japonicus* Bate の生態. 山口内水試調研業績, **7**, 1-15.
- 八柳健朗, 前川兼佑, 1956a: 山口県瀬戸内海における重要生物の生態学的研究. 第10報瀬戸内海産クマエビ *Penaeus semisulcatus* De Haan の生態. 山口内水試調研業績, **8**, 25-38.
- 八柳健朗, 前川兼佑, 1956b: 山口県瀬戸内海における重要生物の生態学的研究. 第11報周防灘産ヨシエビ *Metapenaeus monoceros* F. の生態. 山口内水試調研業績, **8**, 39-51.
- 八柳健朗, 前川兼佑, 1957a: 山口県瀬戸内海における重要生物の生態学的研究. 第15報瀬戸内海産キシエビ *Metapenaeopsis dalei* (Rathbun) の生態. 山口内水試調研業績, **9**, 13-20.
- 八柳健朗, 前川兼佑, 1957b: 山口県瀬戸内海における重要生物の生態学的研究. 第16報瀬戸内海産モエビ *Metapenaeus burkenroadi* Kubo の生態. 山口内水試調研業績, **9**, 21-28.
- 八柳健朗, 前川兼佑, 宇都宮正, 1955: 周防灘における稚蝦の分布について. 山口内水試調研業績, **7**, 43-62.
- 八柳健朗, 松清恵一, 1951: 秋期及び春期におけるアカエビ, トラエビ, サルエビの大きさ, 性比及び胸甲長と体長の関係. 日水誌, **16**, 182-183.

和文要旨

沖縄本島近海で2001年夏に観測されたカドミウムーリン酸塩プロットの折れ曲がりについて

阿部 和雄 (西海区水産研究所石垣支所)

カドミウムとリン酸塩はともに生物生産に関与するが, これらを表層から深層までプロットするとほぼ原点を通る直線として示されていた。しかしながら, 近年の報告では必ずしも一本の直線ではなく, 途中で折れ曲がることが示されている。本報告では沖縄近海において2001年夏に観測されたこれら二成分の折れ曲がる関係について述べる。

No. 6, 15-17 (2002)

ヨシキリザメ *Prionace glauca* Linnaeus の生物学の概要(総説)

中野 秀樹 (遠洋水産研究所)

マイケル・セキ (NMFS ホノルル研究所)

ヨシキリザメは世界の熱帯から温帯域の外洋に広く分布する種であり, 潜在的な資源量は最も多い外洋種であると考えられる。過去50年間にわたる学術刊行物からヨシキリザメの生物学に関する情報を収集し, 分類学, 生物学, 生活史, 個体群, 漁業と利用についてとりまとめた。生物学では, 本種の体長一体重関係, 年齢成長, 性成熟体長, 交尾期, 出産期, 妊娠期間, 出生体長, 一腹当たり胎仔数をこれまで公表されている論文から紹介した。また, 本種分布, 深度別分布, 好適水温帯, 性別と成長段階による出現海域の違い, 回遊と移動, 日周行動についてこれまでの成果を要約した。本種の生態に関して, 摂餌行動, 餌生物, 捕食者について紹介し, これまで本種に関して試みられた資源解析についての結果を紹介し, 本種を漁獲する漁業, 国別漁獲量, 利用方法, 本種に関する貿易の情報について要約した。

No. 6, 18-55 (2002)

水産総合研究センター研究報告

Bulletin of Fisheries Research Agency

編集委員会

編集委員長 井上 潔

編集委員 原 一郎, 奥田邦明, 中野 広, 山澤正勝, 石塚吉夫, 關 哲夫,
芦田勝朗, 中添純一, 山越康行

平成15年3月10日 発行

発行所 独立行政法人 水産総合研究センター

〒236-8648 神奈川県横浜市金沢区福浦2-12-4

Fisheries Research Agency

Fukuura 2-12-4, Kanazawa-ku, Yokohama, Kanagawa 236-8648, Japan

<http://www.fra.affrc.go.jp>

発行者 畑中 寛

印刷所 株式会社 シーケン

ISSN 1346-9894

BULLETIN OF FISHERIES RESEARCH AGENCY

No. 6
March 2003

Bull.Fish.Res.Agen.

CONTENTS

Original Paper

Estimation of standard errors and confidence intervals in small samples

Kazuhiko HIRAMATSU and Hiroshi OKAMURA 1

Spawning ecology of captive bluefin tuna (*Thunnus thynnus orientalis*) inferred by mitochondrial DNA analysis

Shukei MASUMA, Nobuhiro TEZUKA, Hiroyuki OBANA, Nobuaki SUZUKI,
Kenji NOHARA, and Seinen CHOW 9

Short Paper

Kink in the Cd-PO4 plot near the Okinawa Island observed in the summer of 2001

Kazuo ABE 15

Review

Synopsis of biological data on the blue shark, *Prionace glauca* Linnaeus

Hideki NAKANO and Michael P. SEKI 18

Present status on the development of alternative tributyltin-free antifouling paints and toxicity of new biocides to aquatic organisms - Review -

Hisashi YAMADA and Akira KAKUNO 56

Doctoral Thesis

Fishery biological studies on penaeid shrimps in Tosa Bay, Pacific coast of Japan

Hideo SAKAJI 73

Abstract (Japanese) 128